

SÉRIE A, n° 3859.
N° D'ORDRE : 4710.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean-Louis GUIGNARD

Pharmacien.

Assistant à la Faculté de Pharmacie de Paris.

Première thèse : RECHERCHES SUR L'EMBRYOGÉNIE DES GRAMINÉES ; RAPPORTS DES GRAMINÉES AVEC LES AUTRES MONOCOTYLÉDONES.

Deuxième thèse : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 22 MAI 1962 devant la commission d'examen.

MM. EICHHORN *Président.*
DE CUGNAC } *Examineurs.*
Mlle FOURCROY }

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

1962

SÉRIE A, n° 3859.
N° D'ORDRE : 4710.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean-Louis GUIGNARD

Pharmacien.

Assistant à la Faculté de Pharmacie de Paris.

Première thèse : RECHERCHES SUR L'EMBRYOGÉNIE DES GRAMINÉES ; RAPPORTS DES GRAMINÉES AVEC LES AUTRES MONOCOTYLÉDONES.

Deuxième thèse : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la commission d'examen.

MM. EICHHORN *Président.*

DE CUGNAC.....

M^{lle} FOURCROY..... } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VI^e)

1962

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen. M. ZAMANSKY.

PROFESSEURS

MM.		MM.	
G. JULIA	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	JACQUINOT	T Spectroscopie et Physique céleste (Orsay).
DE BROGLIE	T Théories physiques.	VASSY	T Physique de l'atmosphère.
PRENANT	T Anatomie et Histologie comparées.	DESTOUCHES	T Théories physiques.
PÉRÈS	T Mécanique des fluides et applications.	AMIEL	T Chimie générale.
GRASSÉ	T Évolution des êtres organisés.	HOCART	T Minéralogie et Cristallographie.
PRÉVOST	T Chimie organique.	J.-P. MATHIEU	T Physique (Optique).
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	COUTEAUX	T Biologie animale (P.C.B.).
WYART	T Minéralogie et Cristal.	MAY	T Zoologie (Orsay).
TEISSIER	T Zoologie.	CHOQUET	T Théorie des fonctions et Topologie.
MANGENOT	T Biologie végétale (Orsay).	FELDMANN	T Biologie végétale marine.
AUGER	T Physique quantique et Relativité.	GUINIER	T Physique des solides (Orsay).
MONNIER	T Physiologie générale.	JOST	T Physique comparée.
PIVETEAU	T Paléontologie.	FORTET	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.
ROCARD	T Physique (É. N. S.).	SCHWARTZ	T Calcul différentiel et intégral.
CARTAN	T Mathématiques (É. N. S.).	CHOUARD	T Physiologie végétale.
LAFITTE	T Chimie générale.	MALAVARD	T Aviation (Technique aéronautique).
FAVARD	T Géométrie supérieure.	BRELOT	T Calcul différentiel et intégral.
COULOMB	T Physique du Globe.	NORMANT	T Synthèse organique générale.
M ^{lle} COUSIN	T Biologie animale (S. P. C. N.).	BENARD	T Chimie minérale.
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	BUVAT	T Botanique (É. N. S.).
DRACH	T Zoologie.	DUGUÉ	T Statistiques mathématiques.
KASTLER	T Physique (É. N. S.).	SOULAIRAC	T Psychophysiologie.
EPHRUSSI	T Génétique.	ULRICH	T Physiologie végétale.
RIVIÈRE	T Géologie (S. P. C. N.) et Sédimentation.	MARÉCHAL	T Optique théorique et appliquée.
GAUTHERET	T Biologie végétale (P.C.B.).	KIRRMANN	T Théories chimiques.
R. LUCAS	T Recherches physiques.	CHADEFAUD	T Botanique.
A. THOMAS	T Biologie cellulaire.	M ^{lle} LE BRETON	T Physiologie de la nutrition.
ARNULF	T Optique appliquée.	SALEM	T Mathématiques générales.
MORAND	T Physique, Enseignement.	LELONG	T Application de l'analyse à la géométrie.
SOLEILLET	T Physique (P. C. B.).	DEVILLERS	T Anatomie et Histologie comparées.
FORTIER	T Mécanique expérimentale des fluides.	EHRESMANN	T Topologie algébrique.
DANJON	T Astronomie.	FRANÇON	T Physique (S. P. C. N.).
PETIT	T Biologie maritime.	GLANGEAUD	T Géographie physique et Géologie dynamique.
QUENEY	T Météorologie et Dynamique atmosphérique.	GODEMENT	T Mathématiques (M. P. C.).
GALLIEN	T Embryologie.	PISOT	T Technique mathématique de la Physique.
EICHORN	T Botanique.	ROCH	T Géologie.
DE CUGNAC	T Biologie végétale (S. P. C. N.).	SCHATZMAN	T Astrophysique.
M ^{lle} CAUCHOIS	T Chimie-Physique.	TERMIER	T Paléontologie stratigraphique.
THELLIER	T Physique du Globe.	ZAMANSKY	T Mathématiques générales.
L'HÉRITIER	T Biologie générale (Orsay).	LENNUIER	T Physique (M. G. P.).
GRIVET	T Radioélectricité (Orsay).	RIZET	T Génétique (Orsay).
PONCIN	T Mécanique générale.	ROUTHIER	T Géologie appliquée.
DUBREIL	T Arithmétique et Théorie des nombres.	M ^{me} TONNELAT	T Physique théorique.
QUELET	T Chimie organique.	DIXMIER	T Mathématiques (M. P. C.).
GAGNIARD	T Géophysique appliquée.	SOUGHAY	T Chimie générale.
CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire.	AIGRAIN	T Électrotechnique générale.
CUVILLIER	T Micropaléontologie.		
JUNG	T Pétrographie.		
TRILLAT	T Microscopie et Diffraction électronique.		
WIEMANN	T Chimie organique et structurale.		



MM.	
BRUSSET	T Chimie systématique.
M. LÉVY	T Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
M ^{me} CHAIX	T Chimie biologique.
M ^{me} HUREL-PY	T Biologie végétale (P.C.B.).
PIAUX	T Chimie (M. P. C.).
BRUN	T Mécanique théorique des fluides.
LEDERER	T Chimie biologique.
M ^{me} DUBREIL	T Mathématiques (Agrégation).
M ^{me} LELONG	T Mathématiques (E. N. S.).
BELLAIR	T Géologie (S. P. C. N.).
COTTE	T Physique électricité.
J.-E. DUBOIS	T Chimie organique.
LAMOTTE	T Zoologie (F. N. S.).
A. MICHEL	T Chimie minérale (Orsay).
OLMER	T Énergétique générale.
ROUAULT	T Électricité (Orsay).
GAUTHIER	T Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ	T Chimie physique.
BROSSEL	T Physique atomique.
BUSER	T Physiologie comparée.
CAMUS	T Physiologie végétale (B. M. P. V.).
CASTAING	T Physique (Orsay).
CURIEN	T Minéralogie et Cristallographie.
MOYSE	T Physiologie végétale (Orsay).
NOIROT	T Évolution des êtres organisés.
PANNETIER	T Chimie générale (Orsay).
POSSOMPES	T Zoologie.
PULLMANN	T Chimie théorique.
TEILLAC	T Physique nucléaire et Radioactivité.
TONNELAT	T Biologie physico-chimique.
VILLE	T Économétrie.
WILLEMART	T Chimie (P. C. B.).
DODE	T Chimie (Orsay).
FREYMANN	T Recherches physiques.
GUINOCHE	T Biologie végétale S. P. C. N. (Orsay).
ROLLET	T Chimie (P. C. B.).
M ^{lle} JOSIEN	T Chimie (S. P. C. N.).
CHEVALLEY	T Géométrie algébrique et théorie des groupes.
ARNOULT	T Électronique (Orsay).
CHAPELLE	T Physique (Orsay).
DELANGE	T Mathématiques (Orsay).
DENY	T Mathématiques générales (Orsay).
GERMAIN	T Mécanique théorique des fluides.
G. LUCAS	T Géologie.
ALLARD	T Chimie physique.
BERTHELOT	T Physique fondamentale des Hautes Énergies (Orsay).
BRICART	T Météorologie et Physique de l'atmosphère.
M ^{me} ALBE-FESSARD	T Psychophysiologie.
FRIEDEL	T Physique des solides (Orsay).
M. JULIA	T Études des Moléculaires naturelles complexes.
LENDER	T Biologie animale S. P. C. N. (Orsay).
MAGAT	T Physico-chimie des radioéléments.
M ^{lle} QUINTIN	T Électrochimie.
MONOD	T Chimie du métabolisme.

MM.	
BENOIT	T Physiologie animale (Orsay).
DE POSSEL	T Analyse numérique.
CHARLOT	T Chimie analytique.
HAISSINSKY	T Radiochimie.
LEMÉE	T Physiologie végétale B. M. P. V. (Orsay).
GUÉRIN	T Chimie M. P. C. (Orsay).
M. CHATELET	T Chimie (P. C. B.).
JEAN	T Physique nucléaire (Orsay).
MATTLER	T Physique (S. P. C. N.).
L. MICHEL	T Physique théorique des Hautes énergies (Orsay).
BERGERARD	T Zoologie (Orsay).
BERTEIN	T Électronique (Orsay).
BOUSSIÈRES	T Chimie des Radioéléments (Orsay).
M ^{me} COUTURE	T Thermodynamique et Mécanique physique.
ELLENBERGER	T Géologie appliquée sur le terr.
FRANC	T Biologie animale (P. C. B.).
SCHNELL	T Botanique tropicale (Orsay).
STOLKOWSKI	T Physiologie générale.
ACHER	T Chimie biologique (Orsay).
BAUDOIN	T Biologie animale (P.C.B.).
BEAUMONT	T Biologie animale (S. P. C. N.).
BLAMONT	T Géophysique ionosphère.
BOURREAU	T Botanique.
D. CURIE	T Physique (M. G. P.).
DURAND-DELGA	T Géologie.
FRÉON	T Chimie organique (Orsay).
HELLER	T Physiologie végétale.
TORTRAT	T Calcul des Probabilités.
CAILLEUX	T Géologie (S. P. C. N.).
MAGNAN	T Physique (S. P. C. N.).
DAUDEL	T Mécanique ondulatoire appliquée à la Chimie théorique et à la Physique nucléaire.
M ^{lle} FOURCROY	T Biologie végétale (S. P. C. N.).
M ^{me} CHOQUET-BRUHAT	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.
M ^{lle} VEIL	T Physiologie générale.
LWOFF	T Microbiologie.
SIESTRUNCK	T Mécanique physique et expérimentale.
LACOMBE	T Métallurgie des métaux nucléaires.
BROCHARD	T Physique P. C. B. (Orsay).
CABANNES	T Mécanique générale.
LESIEUR	T Mathématiques M. P. C. (Orsay).
MAZET	T Mécanique générale (Orsay).
CAIRE	T Géographie physique et Géologie dynamique.
COMOLET	T Mécanique des fluides.
CORABŒUF	T Physiologie animale.
DELLOUE	T Physique de l'exosphère.
GORENFLOT	T Botanique, II (Orsay).
HOUILLO	T Biologie animale (P. C. B.).
J. JULLIEN	T Chimie (P. C. B.).
MALGRANGE	T Technique mathématique de la Physique.
OLIVIER	T Anthropologie.
NOZERAN	T Botanique, II (Orsay).
BLANC-LAPIERRE	T Physique, Enseignement (Orsay).

Secrétaire général R. POUILLAIN.

A M. René SOUÈGES,
Membre de l'Institut.
Témoignage de respectueuse reconnaissance.

A M. Pierre CRÉTÉ,
Professeur à la Faculté de Pharmacie.
Hommage d'affectueuse gratitude.

A M. le Professeur A. EICHHORN,
qui a bien voulu accepter la présidence de mon jury de thèse,
hommage de respectueuse reconnaissance.

A M. le Professeur A. DE CUGNAC,
qui est à l'origine de ce travail,
en témoignage de ma profonde gratitude.

A M^{lle} le Professeur M. FOURCROY,
dont les conseils m'ont été précieux,
témoignage de sincère reconnaissance.

A la Mémoire de mon Père,
à ma Mère,
à ma Femme,
témoignage de reconnaissance et de profonde affection.

RECHERCHES SUR L'EMBRYOGÉNIE DES GRAMINÉES ; RAPPORTS DES GRAMINÉES AVEC LES AUTRES MONOCOTYLÉDONES

Par J.-L. GUIGNARD

INTRODUCTION

La famille des Graminées, parmi toutes celles du règne végétal, occupe une place à part, non seulement par le nombre de ses espèces, 7 000 au bas mot, mais encore par son ubiquité, sa répartition et son intérêt humain, historique comme économique.

Sur des zones entières du globe, les Graminées constituent l'élément dominant de la flore : prairie, savane, steppe, pampas, jungle à bambous. Ajoutons-y les pelouses alpines, les rizières, les champs de céréales : sans conteste, cette famille est la première par les surfaces qu'elle couvre. De plus, les Graminées, dont les emplois industriels ne sont pas négligeables (essences à parfums, cellulose, matériaux de construction), dont les propriétés pharmacodynamiques sont réelles [action diurétique du Petit Chiendent, principe antidiarrhéique de l'Orge (hordénine), du Riz], fournissent les éléments indispensables à la nourriture des hommes, soit directement par leurs céréales, leurs variétés sucrières, soit indirectement par les espèces fourragères apportant, par le biais de l'animal, les protéines dont nous avons besoin. C'est d'ailleurs l'invention de l'agriculture, quelque part sur les collines dominant la Mésopotamie, il y a environ huit mille ans, qui permit aux populations dispersées et essentiellement nomades de l'homme paléolithique de parvenir aux groupements sédentaires et denses du néolithique, c'est-à-dire, finalement, à la civilisation.

Ce sont là des raisons largement suffisantes pour solliciter de tout temps l'intérêt des botanistes.

Aux yeux d'un embryologiste, il s'en ajoute d'autres. Les Graminées sont très semblables les unes aux autres par la morphologie de leurs appareils végétatif et reproducteur ; si ce fait rend, pour un débutant, la diagnose des espèces souvent délicate, il lui permet, par contre, de ne pas

confondre une plante de cette famille avec celle d'une autre. Qu'apporterait une étude embryogénique approfondie ? Allait-on trouver, malgré l'apparente uniformité des structures, des différences importantes, permettant d'asseoir sur des bases nouvelles une classification de ces plantes ? Ainsi, des familles comme celle des Papilionacées, pourtant remarquablement homogène par leurs caractères morphologiques, ne se sont-elles pas révélées embryogénétiquement hétérogènes (178) ?

De même, il apparaît bien que c'est la spécialisation profonde de cette famille, son évolution très marquée, qui masquent ses relations phylogénétiques. L'embryogénie, s'adressant aux structures premières et profondes des jeunes plantes, celles que la spécialisation ne peut pas, en principe, avoir profondément touchées, et où les influences ancestrales doivent être encore les plus vives, nous apporterait sans doute les éléments d'une réponse.

Enfin, les Graminées sont remarquables par la structure de leur embryon ; là encore, cette famille a une place à part, exceptionnelle. L'embryon des Graminées est de loin celui qui, à maturité, arrive au maximum de développement, compte tenu, en particulier, de la présence d'un bourgeon comprenant plusieurs feuilles et du développement fréquent du premier entre-nœud de l'axe épicotylé. Cet embryon est, en outre, pourvu de structures particulières, coléoptile, coléorhize, épiblaste dont les homologues apparaissent singulièrement délicates. Depuis MALPIGHI (1687), les multiples interprétations dont il a été l'objet — plus de quatre-vingts — indiquent bien qu'aucune n'est satisfaisante.

Mais, comme l'écrit D. JOHANSEN (93), « on doit remarquer que la plupart des observations qui ont servi de base aux diverses opinions concernant l'embryon des Graminées furent faites soit sur des embryons adultes, soit sur de jeunes germinations, mais ne tiennent pas compte des premiers temps du développement » ; W. BROWN (32), en 1960, souligne à nouveau ce point ; l'urgence s'imposait d'une étude de l'ontogenèse embryonnaire.

C'est pour tous ces motifs que nous avons été amené à faire un travail embryogénique approfondi sur la famille des Graminées.

Avant d'exposer dans une partie descriptive (chap. II) les résultats que nous avons obtenus, il convient de préciser les termes dont nous sommes appelé à nous servir, ainsi que de rappeler les travaux déjà faits sur le sujet, et les techniques utilisées (chap. I^{er}). Il nous est ensuite possible de discuter des éléments de notre étude quant à leur apport à la classification (chap. III), puis, grâce aux données embryogéniques obtenues chez les familles voisines (chap. IV), de préciser les affinités des Graminées. Enfin, après un rapide historique de la question, un cinquième chapitre particulièrement important traite, à la lumière de nos recherches, de l'interprétation de l'embryon des Graminées.

L'EMBRYON DES GRAMINÉES

A. — NOTIONS GÉNÉRALES SUR SA CONSTITUTION

On sait que l'embryon des Graminées est extraire, repoussé par l'albumen amylicé contre le tégument séminal, lui-même intimement soudé au péricarpe (Pl. I, fig. 1). Il présente essentiellement (Pl. I, fig. 2 et 3) une masse charnue en forme de bouclier, le *scutellum* (*scut.*), dont la face convexe est appliquée contre l'albumen. Sur la face concave, on identifie,

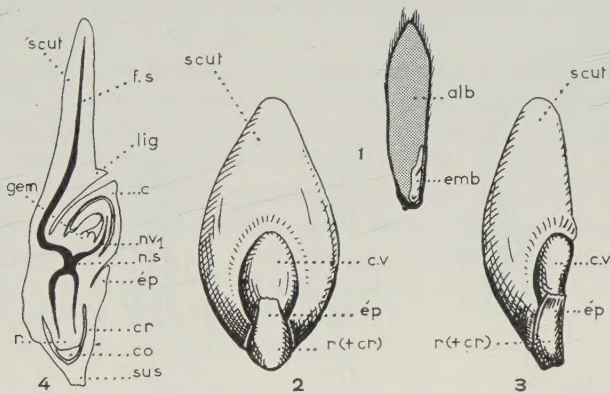


PLANCHE I.

L'embryon des Graminées (Avena sativa L.).

— En 1, sa position dans le caryopse (Gr. : 7) ;

— En 2 et 3, aspect extérieur, à gauche (2) vu de face, à droite (3) vu de profil (Gr. : 45) ;

— En 4, coupe sagittale schématique montrant la course des faisceaux vasculaires (Gr. : 55).

alb, albumen ; *c*, coléoptile ; *co*, coiffe ; *cr*, coléorhize ; *emb*, embryon ; *ép*, épiblaste ; *fs*, faisceau du scutellum ; *gem*, gemmule ; *lig*, ligule ; *nv1*, nervure centrale de la 1^{re} feuille de la gemmule ; *ns*, nœud scutellaire ; *r*, racine ; *scut*, scutellum ; *sus*, suspenseur.

en haut, le cône végétatif (*c. v.*) de la future tige et, en bas, la racine (*r.*) dont la pointe, dirigée vers le tégument, indique l'emplacement du micropyle. Enfin, il existe, chez de nombreuses espèces, diamétralement opposée au scutellum, une languette triangulaire, l'*épiblaste* (*ép.*).

Un examen plus attentif (fig. 4) permet de constater que le cône végéta-

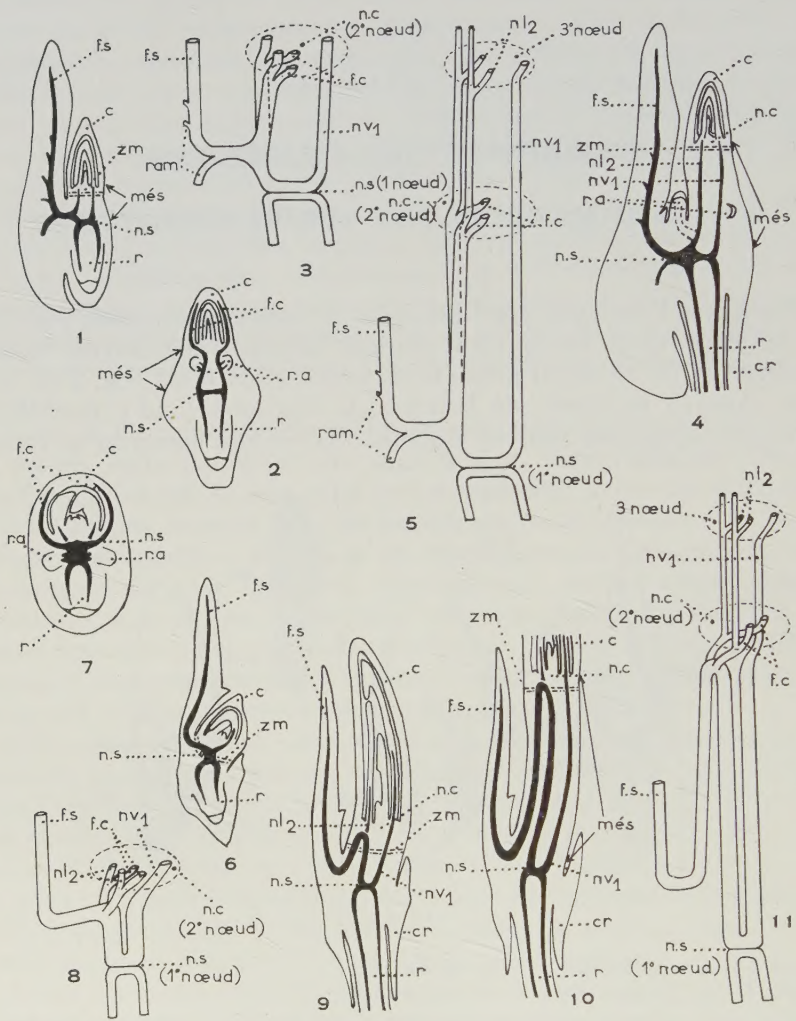


PLANCHE II.

FIG. 1 à 5. — *Zea Mays* L. (Graminée Plagiodesme).

- En 1, coupe sagittale schématique de l'embryon adulte ;
- En 2, coupe longitudinale parallèle au plan d'étalement du scutellum et passant par le coléoptile et l'axe hypocotylé ; ce schéma fait apparaître les courses des faisceaux du coléoptile, qui, perpendiculaire au plan de symétrie de l'embryon, ne sont pas visibles sur la figure précédente ;
- En 3, représentation dans l'espace du système vasculaire ;
- En 4, coupe longitudinale de l'embryon après vingt-quatre heures de germination ;
- En 5, diagramme de la marche des faisceaux vasculaires après ce même temps de germination.

tif ou *plumule* est terminé par un bourgeon ou *gemmule*. Ce bourgeon est formé de quelques ébauches foliaires dont la plus externe se différencie en un étui en forme de doigt de gant, le *coléoptile* (*c.*). Semblablement, la racine apparaît incluse dans une gaine fermée, la *coléorhize* (*cr.*). Il ne reste généralement rien du suspenseur (*sus.*) dans la graine mûre, mais, s'il en demeure des traces, elles se retrouvent au sommet de la coléorhize.

Quels sont les rapports exacts des parties et le mode de vascularisation du jeune sporophyte ? Recouvrant entièrement le coléoptile et la coléorhize, le *scutellum* est l'unique partie de l'embryon qui soit au contact de l'albumen. Sa partie basale est parfois absente ou très réduite (*Poa*); sinon, elle se soude à la coléorhize (*Phalaris*), ou bien, si elle se sépare de cette dernière par un sillon (*Panicum*), on dit alors, d'une façon imagée, que l'embryon a un « talon ». Dans certains cas, une excroissance du scutellum coiffe le sommet de la plumule : c'est la *ligule* (*lig.*, ex. *Avena*). Exceptionnellement, les bords latéraux du scutellum sont si développés qu'ils se rejoignent, recouvrant complètement la plumule et la coléorhize (ex. *Ehrharta*).

Le coléoptile peut se détacher directement du scutellum (ex. *Avena sativa*, Pl. II, fig. 6), mais souvent (Panicoïdées) un intervalle libre sépare les deux organes, de sorte que la gemmule est portée par un axe plus ou moins long, le mésocotyle (*mes.*) (ex. *Zea Mais*, Pl. II, fig. 1). Cette différence s'explique à vrai dire très simplement : dans le dernier cas, la plumule a commencé à s'allonger dès le stade embryonnaire, séparant de la longueur du « mésocotyle » les insertions du scutellum et du coléoptile. Dans les autres cas, le mésocotyle apparaît seulement à la germination, lors de la croissance de la plantule.

L'appareil vasculaire de l'embryon (Pl. II, fig. 1 à 11) est centré, dans

FIG. 6 à 11. — *Avena sativa* L. (Graminée Prénodesme).

— En 6, coupe longitudinale schématique coïncidant avec le plan de symétrie dans l'embryon arrivé à maturité ; les faisceaux du coléoptile ne sont pas visibles ;

— En 7, coupe longitudinale schématique perpendiculaire au plan de symétrie de l'embryon et passant par l'axe hypocotylé et le coléoptile dont elle fait apparaître les deux faisceaux ;

— En 8, figuration dans l'espace du système vasculaire ;

— En 9, coupe longitudinale d'un embryon, trente-six heures après le début de la germination ;

— En 10, coupe analogue, mais quatre jours après la germination ;

— En 11, diagramme de la marche des faisceaux vasculaires quand la germination remonte à cinq jours.

c, coléoptile ; *cr*, coléorhize ; *fc*, faisceau du coléoptile ; *fs*, faisceau du scutellum ; (*ram* : ramification de ce même faisceau chez le *Zea Mays*) ; *mes*, mésocotyle ; *nc*, nœud du coléoptile ; *ns*, nœud scutellaire ; *nl₂*, nervure latérale de la deuxième feuille de la gemmule ; *nc₁*, nervure centrale de la première feuille de la gemmule ; *r*, radicule (racine primaire) ; *ra*, racine adventive ; *zm*, zone méristématique (d'après G. AVERY (9), modifié).

la région d'insertion du scutellum, sur le nœud scutellaire (*n. s.*) ou premier nœud, véritable collet auquel aboutit le système vasculaire de l'hypocotyle (1). Il en part deux faisceaux médians, situés dans le plan de symétrie de l'embryon ; l'un pénètre, généralement après avoir formé un léger crochet en forme d'anse (fig. 8), dans le scutellum dont il constitue l'axe vasculaire médian et unique (*f. s.*) ; l'autre se rend, en ligne droite, dans la première feuille gemmulaire, dont il représente la nervure médiane (*nc₁*). Très près du nœud du scutellum, au sommet de l'anse, partent deux faisceaux vasculaires latéraux ; au niveau de la base du coléoptile, chacun d'eux se divise : deux des branches obliquent, innervant le coléoptile (*f. c.*) ; les deux autres poursuivent leur course et se rendent dans la première feuille gemmulaire, où elles constituent deux nervures adjacentes à la nervure centrale (*nl₂*). Cette zone de partage marque le second nœud de la plante ou nœud du coléoptile (*n. c.*). Quant aux nœuds suivants, ils sont à peine ébauchés dans l'embryon ; ils deviennent identifiables seulement lors de la germination et du développement de la plantule.

Des modifications peuvent se présenter dans la structure embryonnaire, telle que nous venons de la décrire. Elles sont faibles, en tout cas, ou correspondent à des figures de germination [G. AVERY (9)]. C'est ainsi que quatre branches au lieu de deux s'identifient parfois après la séparation des faisceaux se rendant au coléoptile ; elles formeront de toute façon les nervures latérales de la première feuille du bourgeon. Autre exemple : si, lors de la germination, l'accroissement intercalaire du premier entrenœud de la jeune plantule intéresse la région inférieure de la connexion scutellum-coléoptile, il provoque l'entraînement de l'anse vasculaire (*Avena*, *Lolium*, *Bromus*, *Agrostis*, *Oryza*) (Pl. II, fig. 9, 10 et 11) ; dans ce cas, le faisceau vasculaire se dirige d'abord vers la gemmule et doit, avant de pénétrer dans le scutellum, s'incurver et former une partie descendante, d'où le nom de Prénodesmes (de *πρηνής*, descendant, et *δεσμός*, faisceau) donné par Ph. VAN TIEGHEM aux Graminées possédant cette particularité, par opposition aux autres espèces, appelées Plagiodesmes (de *πλάγιος*, transversal, et *δεσμός*, faisceau), chez lesquelles le faisceau vasculaire a un trajet sensiblement horizontal (Pl. II, fig. 4 et 5).

Il est à remarquer que les caractères ainsi définis se superposent à ceux que l'on tire de l'observation de la position du coléoptile : seuls les embryons des Graminées Plagiodesmes présentent, avant la germination, un intervalle libre ou mésocotyle séparant les insertions (2) du coléoptile et du scutellum.

(1) On appelle communément *hypocotyle* ou *tige hypocotylée* la partie de la plantule qui se trouve entre le collet et les cotylédons. Lorsqu'on considère un embryon, la limite entre la radicule et la tigelle est difficile à déterminer : elle n'apparaît nettement, en général, qu'à la germination ; aussi, en embryogénie, désigne-t-on, sous le terme d'*hypocotyle* ou d'*axe hypocotylé*, la partie du corps comprise entre les cotylédons et les initiales au sommet radiculaire, sans chercher à distinguer de façon précise les régions qui reviennent respectivement à la tige et à la racine.

(2) Si l'insertion du coléoptile (tant morphologique qu'anatomique) est facile à observer, il n'en est pas de même de celle du scutellum, qui apparaît souvent soudé au mésocotyle sur une certaine longueur. Le plan d'insertion théorique correspond, en fait, à celui du nœud scutellaire.

Scutellum, épiblaste, coléoptile, coléorhize sont les termes communément usités pour décrire l'embryon des Graminées. Il n'en fut pas toujours ainsi, et d'autres dénominations telles que celles de lobule pour l'épiblaste, d'écusson, d'hypoblaste pour le scutellum, de piléole pour le coléoptile, etc., ont été utilisées par les premiers auteurs et se retrouvent jusque dans les écrits modernes.

Le terme de *scutellum* (diminutif de *scutum*, bouclier), très ancien, remonte aux écrits, en latin, de J. GÆRTNER (63). Malgré de nombreux essais de francisation, — Ph. VAN TIEGHEM (186), par exemple, parle d'écusson — c'est le mot latin qui est actuellement le plus employé.

Le mot « épiblaste » (du grec *ἐπι*, dessus, et *βλαστός*, bourgeon) a été créé par L. RICHARD, 1815 (145) : il appelle blaste la partie cylindrique du corps de l'embryon et la suppose, dans ses descriptions, placée horizontalement au-dessus du scutellum qu'il désigne, par suite, sous le nom d'hypoblaste ; la languette triangulaire opposée au scutellum devient l'épiblaste.

Les termes de gemmule, plumule, appliqués à l'embryon des Graminées, ainsi que ceux de coléoptile, de coléorhize et de piléole, ont été définis pour la première fois dans les « Éléments de physiologie végétale et de botanique » de C. BRISSEAU-MIRBEL, 1815 (27). Cet auteur désigne sous le nom de plumule la partie de l'embryon qui doit fournir tout l'axe épicotylé (1), sous le nom de gemmule le bourgeon terminal de cette plumule, et sous le nom de piléole (du latin *pileolus* : petit bonnet) la première feuille de ce bourgeon. « La gemmule a la forme d'un cône et elle est composée de plusieurs rudiments de petites feuilles engainées les unes dans les autres. La plus extérieure de ces feuilles forme un étui clos de toutes parts que je nomme piléole. »

Le terme de coléoptile a également été créé par cet auteur : « La plumule est quelquefois coléoptilée, c'est-à-dire qu'elle est logée dans une cavité cotylédonaire, sorte d'étui qui prend le nom de coléoptile. »

Il est clair que la « coléoptile » ainsi définie n'a rien à voir avec ce que les auteurs modernes, et notamment tous les physiologistes depuis l'école hollandaise de WENT et PALL, appellent le coléoptile ; ce dernier, si l'on respectait la terminologie créée par C. BRISSEAU-MIRBEL, devrait s'appeler piléole ; c'est K. VON GÆBEL, 1900 (64), semble-t-il, qui, partisan de l'annexion de la piléole au scutellum, aurait confondu piléole et coléoptile et serait cause de cette terminologie équivoque.

De toute façon, le mot coléoptile, à l'origine féminin, et appliqué à la cavité cotylédonaire de certains embryons, est maintenant masculin et

Dès lors, on pourra objecter que, même chez les Graminées Prénodesmes, il existe, au sens anatomique, une certaine région appartenant au mésocotyle : le coléoptile s'insère, en effet, toujours un peu au-dessus du plan du nœud scutellaire. Mais, dans ce cas, le mésocotyle, qui peut être anatomiquement défini, ne peut l'être morphologiquement ; en particulier, il ne se distingue pas de l'empatement résultant de son insertion sur le scutellum ; l'usage veut, alors, que l'on ne parle pas de mésocotyle.

(1) Pour C. BRISSEAU-MIRBEL, le scutellum correspond à la feuille cotylédonaire (voir *Historique*, chap. V).

désigne la première feuille en forme d'étui différenciée par l'embryon. Il ne nous semble pas opportun de revenir à l'emploi du terme *piléole* ; les expériences sur les auxines ont trop habitué à considérer le *coléoptile* comme une première feuille pour qu'il soit possible de modifier cet usage : le tenter ne serait que créer une nouvelle source de confusion.

Pourrait-on, du moins, souhaiter que le mot *coléoptile* soit utilisé au féminin, comme le faisait son promoteur ? Nous ne le pensons pas. Venant du grec *κολεος* (étui) et *πιλον* (petite plume), il est difficile de soutenir que son emploi soit abusif au masculin. L'erreur grammaticale de C. BRISSEAU-MIRBEL n'aurait mérité d'être perpétuée, au nom de l'antériorité, que si ce terme avait continué de s'appliquer au même objet, ce qui n'est pas le cas. Au lieu de « *coléoptile* », on ne parle plus que de *cavité cotylédonaire* et, si l'on accepte l'homologie avec les autres *Monocotylédones*, de « *gaine cotylédonaire* » (S. BUCHET) (34).

Le terme de *mésocotyle* (de *μέσος*, qui est au milieu, et *κοτύλη*, concavité) a été créé et défini par L. CELAKOVSKY (42). Il traduit les conceptions de l'auteur, pour qui le *coléoptile* n'est qu'une dépendance stipulaire du *scutellum* (le *cotylédon*) ; le mot fit fortune, malgré les reproches de ceux qui n'admettaient pas les idées de L. CELAKOVSKY, et il est pratiquement aujourd'hui le seul utilisé ; aussi le conserverons-nous, tout critiquable qu'il soit.

Le nom de *ligule* (encore appelée « *ventral scale* », c'est-à-dire *écaille ventrale* par les Anglo-Saxons) semble avoir été appliqué pour la première fois aux *Graminées* par P. WEATHERWAX (200) ; cet auteur voyait une analogie entre l'excroissance du *scutellum* surplombant parfois la *plumule* et la base de la feuille *cotylédonaire* — appelée généralement *ligule* en langue anglaise — qui enclôt le point végétatif de la tige chez la majorité des *Monocotylédones*.

La division entre *Prénodesmes* et *Plagiodesmes* créée par Ph. VAN TIEGHEM (188) ne semble pas avoir été retenue : elle est pourtant utile, puisqu'elle correspond aux deux grandes sous-familles des *Graminées*, les *Festucoïdées* et les *Panicoïdées* ; elle est commode parce que, appliquée aux embryons, elle permet des descriptions plus brèves. En fait, les auteurs modernes, à une époque où les sigles sont de plus en plus utilisés, ont substitué à ces termes scientifiques un peu longs des lettres symboliques. J. REEDER (141), suivi par de nombreux *agrostologues*, a proposé de désigner par F (de *Festucoides*) les embryons des *Prénodesmes* et par P (de *Panicoides*) ceux des *Plagiodesmes* ; de même, un signe révèle la présence (+) ou l'absence (—) de l'épiblaste ; une seconde lettre montre si la partie inférieure du *scutellum* est soudée à la *coléorhize* (F) ou séparée d'elle par un sillon (P) ; une troisième lettre indique si la première feuille est de type *festucoïde* (F), caractérisé par un nombre réduit de nervures et des bords seulement juxtaposés, ou *panicoïde* (P), caractérisé par des nervures plus nombreuses et des bords se recouvrant (1). En utilisant ces

(1) Ce caractère très visible chez la jeune plantule a été utilisé pour la première fois par N. AVDULOV (7).

lettres dans un ordre déterminé, on obtient des formules permettant de définir rapidement un type donné d'embryon. Ainsi le genre *Festuca* aura pour formule : F + FF, tandis que le genre *Danthonia* sera traduit par : P — PF.

Pour clore ce paragraphe consacré aux définitions, il nous reste à préciser un dernier point. Selon les termes que nous avons adoptés (d'après C. BRISSEAU-MIRBEL), la gemmule comprend le coléoptile et le bourgeon proprement dit, avec une première feuille, une seconde, etc. Mais beaucoup d'auteurs voient dans le coléoptile la première feuille, modifiée, de la plantule : la première feuille du bourgeon devient la seconde, la deuxième, la troisième, etc. Pour éviter toute confusion, nous appellerons toujours cette feuille, qui peut être la première ou la seconde selon les conceptions « première feuille de la gemmule » ; par contre, le terme de première feuille, sans complément, s'appliquera au coléoptile.

B. — L'EMBRYOGÉNIE DES GRAMINÉES : RÉSULTATS ET MÉTHODES

L'embryogénie consiste à déterminer de façon très exacte la filiation des blastomères provenant de la cellule-œuf et à vérifier ainsi quelles sont les parties de l'embryon dont ils assurent l'édification (50). La marche des segmentations peut être aisément suivie, élément par élément, dans les trois ou quatre premières générations cellulaires ; elle est assez rigoureuse à cette époque pour servir de base à la définition des quatre grandes lois de l'embryogénie [R. SOUÈGES (170)]. Aux générations suivantes, le nombre des cellules devient trop grand pour qu'il soit possible d'interpréter avec autant de précision ; d'ailleurs, des variations peuvent se produire dans l'époque d'apparition et dans la direction des parois qui séparent, dans deux individus différents, les éléments homologues. Aussi ne s'agira-t-il plus que de vérifier quels sont les étages ou les régions de l'embryon qui proviennent de tel ou tel des blastomères initiaux. Dans quelques cas seulement, on s'attachera à repérer un groupe de cellules et à en suivre les divisions comme aux premiers termes de l'embryogenèse (il s'agira, le plus souvent, de ces éléments destinés à fournir une hypophyse (1) ou, même simplement, le primordium de la coiffe).

Il convient, d'autre part, de préciser la terminologie très spéciale utilisée dans cette science (176).

On désigne sous le nom de *type embryonomique* les collectivités d'individus qui se développent selon les mêmes quatre lois embryogéniques relatives à l'origine, au nombre, à la disposition et aux destinées des blastomères considérés aux quatre premières générations cellulaires.

Les *Archétypes* se définissent par des caractères bien tranchés, par des

(1) On réserve le nom d'hypophyse *sensu stricto* à une cellule qui produit la portion médiane de la coiffe et seulement les initiales de l'écorce.

différences essentielles, tirées de l'organisation profonde du corps et exprimées par les quatre grandes lois embryogéniques. Ils se comportent comme les chefs de file de familles embryogéniques, souvent parce qu'ils ont été les premiers décrits, quoique n'offrant pas des caractères d'antériorité phylogénétique.

Les *Mégarchétypes* sont définis par la somme de plus en plus décroissante des potentialités constructives de la cellule basale du proembryon bicellulaire. Les *Séries* sont déterminées par la direction des parois dans les cellules apicale et basale du même proembryon, autrement dit par la disposition des blastomères dans la tétrade proembryonnaire. La cloison qui divise la cellule apicale est verticale dans la série A, oblique dans la série B, transversale dans la série C ; si dans la cellule basale elle est plus ou moins orientée selon la verticale ou bien nettement transversale, se produisent, dans chaque série, deux variantes, l'une globuleuse, l'autre filamenteuse, soit, au total, six catégories de tétrades : A_1 et A_2 , B_1 et B_2 , C_1 et C_2 . Les *Périodes* sont déterminées par la part que prend l'œuf à la construction de l'embryon proprement dit. Dans la première période, les deux premières cellules de l'œuf, apicale et basale, participent à la construction de l'embryon ; dans la deuxième période, l'embryon se développe seulement aux dépens de la cellule apicale, fille de l'œuf ; dans la troisième période, l'embryon proprement dit se développe aux dépens de la cellule fille supérieure de la cellule apicale, cellule-petite fille de l'œuf...

Sous le nom de *Proarchétype*, on désignera d'une façon générale les types qui procèdent d'une tétrade globuleuse en A_1 , B_1 ou C_1 . Cette particularité fondamentale en entraîne d'autres également essentielles : il n'y a pas séparation d'étages au niveau de *cb*, mais formation de secteurs aux dépens desquels il est difficile de déterminer exactement l'origine et les destinées des blastomères.

Enfin, nous serons fréquemment amené à employer les vocables de dermatogène, de périblème et de plérôme. D'après les concepts de J. HANSTEIN (79), le dermatogène fournirait l'épiderme, le périblème l'écorce et le plérôme le cylindre central de la plante future. C'est la théorie que les embryogénistes de l'école française (170) ont continué d'adopter, aussi bien pour la tige que pour la racine.

* * *

Il convient encore de noter que l'embryogénie des Monocotylédones est, dans l'ensemble, beaucoup plus délicate que celle des Dicotylédones. Les assises cellulaires ou étages y sont moins nets ; l'identification du cotylédon, qui débute généralement par une dépression latérale du corps embryonnaire, se fait quand l'embryon est déjà volumineux. A ce stade du développement, tout se passe comme si les assises cellulaires cessaient de se disposer en couches horizontales distinctes. Cela provient, d'une part, des difficultés que soulève l'observation d'embryons déjà formés de très nombreuses cellules et, d'autre part, de désordres provoqués au début par

l'organisation du point végétatif, qui occupe, on le sait, une position latérale par rapport à l'axe proembryonnaire. « Il est nécessaire alors de multiplier les observations, d'examiner un très grand nombre d'états intermédiaires, de compter le plus exactement possible le nombre d'assises, d'essayer ainsi de serrer de près la vérité et d'établir la certitude sur les plus grandes probabilités » [R. SOUÈGES (171)].

Ces difficultés expliquent le petit nombre d'études embryogéniques

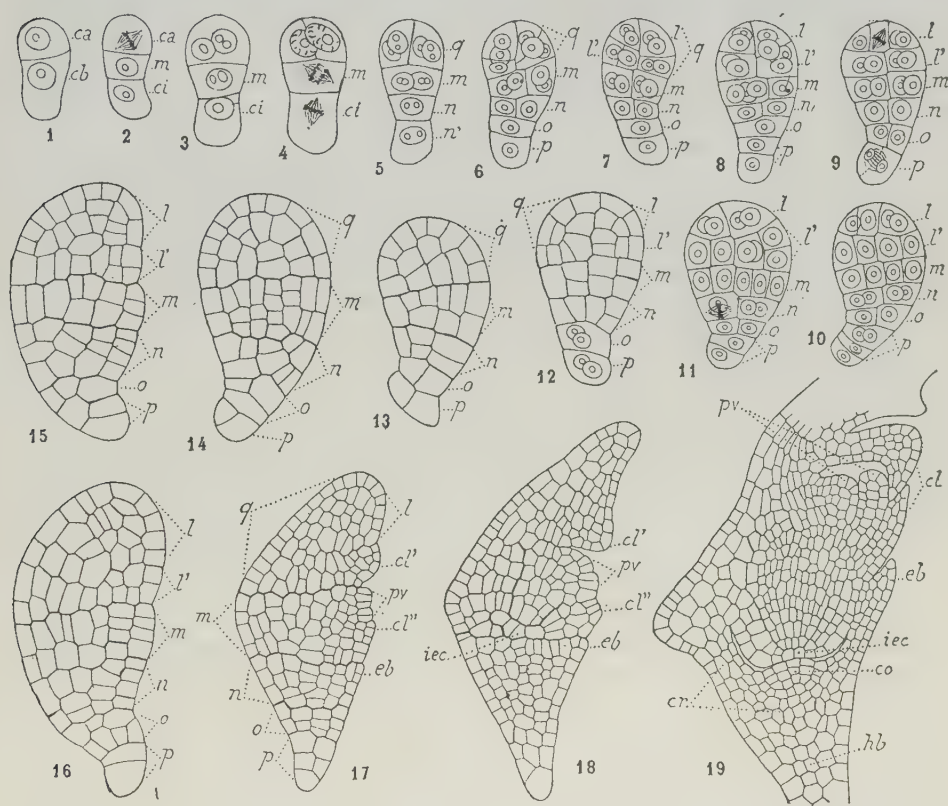


PLANCHE II bis. — *Poa annua* L.

Les principales étapes du développement de l'embryon.

Les principales étapes du développement sont : *cl*, coléoptile ; *cl'* et *cl''*, ses deux lèvres supérieure et inférieure ; *pv*, cône végétatif de la tige et première feuille ; *eb*, épiblaste ; *hb*, hypoblaste. — Gr. : 375 ; 190 pour 17, 18 et 19 (d'après R. Souèges [162]).

sérieuses réalisées chez les Monocotylédones et, en particulier, chez les Graminées.

J. HANSTEIN (79) publia en 1870 les premières données relatives à cette famille. Son travail, réalisé sur le *Brachypodium distachyum*, est remarquable, compte tenu des moyens de son époque qui, en particulier, ne connaissait pas encore la technique des coupes minces.

Il faut attendre les travaux de R. SOUÈGES, en 1924, sur le *Poa annua* (162), pour avoir la première étude moderne sur le sujet. Cette étude particulièrement précise et minutieuse fait date dans l'histoire de nos connaissances sur le développement embryonnaire chez les Graminées ; il convient d'en résumer brièvement les résultats (Pl. II *bis*).

La cellule œuf se divise transversalement en une cellule apicale *ca* et une cellule basale *cb* (fig. 1). Les deux bipartitions suivantes conduisent à la tétrade (fig. 2 et 3) : *ca* s'est divisé longitudinalement en deux cellules juxtaposées, tandis que *cb*, par une cloison transversale, isole une cellule intermédiaire, *m*, et une cellule inférieure *ci*. Par division de ses quatre éléments, la tétrade donne naissance au proembryon octocellulaire (fig. 4 et 5) : l'étage supérieur issu de *ca* est formé de quatre cellules juxtaposées, les quadrants (*q*) ; *ci* donne deux cellules filles superposées, *n* et *n'*, tandis que *m* se cloisonne transversalement. Les segmentations des huit éléments ainsi formés conduisent à l'embryon à 16 cellules (fig. 6 et 7) ; cinq étages apparaissent (fig. 8 à 14) : *q*, partagé lui-même, mais pas toujours nettement (fig. 14), en deux étages *l* et *l'*, *m*, *n*, *o* et *p*, ces deux derniers résultant de la division transversale de *n'*. Dès lors, on peut montrer à partir de ces cinq ou six étages quelles sont les parties du corps de l'embryon adulte qu'ils contribuent à édifier (fig. 15 à 19) ; l'étage *q* donne naissance au cotylédon (1) ; la dépression marquant la séparation du cotylédon et de l'hypocotyle se produit à la limite commune des deux étages *q* et *m*, tandis que la lèvre supérieure du coléoptile (*cl'*), qui se différencie peu après aux dépens des cellules épidermiques de la base cotylédonaire, « tire son origine, selon toute apparence, de l'étage *l'* » ; aux dépens de l'étage *m* se développent l'axe hypocotylé, le cône végétatif de la tige (*pv*), la lèvre inférieure du coléoptile (*cl''*), les initiales du cylindre central et de l'écorce au sommet radiculaire (*iec*) ; l'étage *n* engendre la coiffe, la coléorhize (*cr*) et l'épiblaste (*eb*), les étages *o* et *p* restent composés d'éléments qui se multiplient peu : à leurs dépens se développe la portion la plus inférieure du proembryon, celle qui correspond au suspenseur.

D. JOHANSEN (93), dans son ouvrage exhaustif sur l'embryogénie, faisant état des travaux postérieurs à celui de R. SOUÈGES, affirme que de nombreuses espèces (*Hordeum vulgare*, *H. sativum*, *H. distichum*, *Zea Mays*, *Eragrostis chilensis*, *Paspalum dilatatum*, *Triticum vulgare*, *Secale cereale*, *Avena sativa*, *Poa pratensis*, *P. compressa*, *Saccharum officinarum*, *Oryza sativa*) suivent les lois du développement établies sur le *Poa annua*. Mais, si l'on consulte les publications citées, on se rend compte que cette assertion est malgré tout un peu hâtive. Les études sont souvent très incomplètes et, si l'existence constante d'une tétrade en A_2 est bien établie, la description des stades ultérieurs ne permet pas toujours de suivre la filiation des divers étages.

D'ailleurs, L. RANDOLPH (136) et J. MERRY (112), qui ont réalisé les

(1) Pour R. SOUÈGES, il est évident que le cotylédon ne correspond qu'à la partie supérieure du scutellum, mais il ne s'est jamais expliqué à ce sujet.

études de loin les plus précises, le premier sur le Maïs, en 1936, le second sur l'Orge, en 1944, concluent qu'« il n'y a pas d'arrangement défini des cellules dans le proembryon ». C'est aussi l'opinion de M. YAKOVLEV (1950) qui, dans un important travail (206), déclare qu'« il ne paraît pas fondé de considérer les étages proembryonnaires comme des histogènes déterminés ». De même, S. NARAYANASWAMI, qui de 1953 à 1956 a travaillé sur plusieurs Graminées de l'Inde (117), pense que « la différenciation des diverses parties de l'embryon ne peut pas être rapportée à des zones particulières du proembryon, telles que les a décrites R. SOUÈGES ».

Cependant, H. GUTTENBERG (1954) (70), reprenant l'étude du *Poa annua*, mais, il est vrai, s'intéressant surtout à l'origine de la racine, admet les divisions en régions cellulaires telles que les avait définies R. SOUÈGES. I. ROTH (147) également, en 1957, dans une minutieuse étude des embryons de divers *Triticum*, confirme les vues de cet auteur, en particulier la division du proembryon en cinq étages q ($l + l'$), m , n , o , p . Mais il ne relie pas, comme R. SOUÈGES, cette structure proembryonnaire à celle de l'embryon adulte ; il mentionne seulement que le coléoptile dérive de l'étage supérieur.

Le passage entre les deux structures — proembryonnaire à symétrie axiale et embryonnaire à symétrie bilatérale — est assurément très délicat. L'embryon, à cette époque, se divise activement : sa croissance est très rapide ; les étages proembryonnaires tels que les a définis R. SOUÈGES deviennent alors de plus en plus difficiles à identifier. D'ailleurs, dès que l'organogenèse proprement dite de l'embryon commence, chaque centre de croissance mis en place (point végétatif, initiales diverses...) agit pour lui-même, seulement modifié par des corrélations de croissance entre ces divers centres : nous ne sommes plus dans le domaine de l'embryogénie, mais dans celui de l'organogenèse ; les lois de l'embryogénie cependant, bien que difficiles à suivre à ce niveau, s'appliquent à la mise en place de ces centres de croissance, juste avant qu'ils n'aient réellement commencé à fonctionner.

* *

Les techniques utilisées (168) diffèrent peu d'un auteur à un autre. Les objets fixés, au mieux par un mélange respectant les structures cellulaires fines, sont déshydratés puis inclus en paraffine selon les méthodes classiques, enfin coupés au microtome de MINOT, puis colorés, généralement à l'hématoxyline ferrique, selon la technique de HEIDENHAIN, quelquefois en double coloration (carmin, vert d'iode).

Nous avons personnellement utilisé un fixateur à base d'alcool, d'aldéhyde formique et d'acide acétique (1) ; nos coupes ont généralement été faites à 15 μ d'épaisseur et colorées à l'hématoxyline. La plus grande difficulté fut rencontrée dans l'obtention de coupes correctes et bien orientées ; en effet, les téguments des Graminées, imprégnés de silice, se

1 Formol, 50 ml ; acide acétique, 50 ml ; alcool 95°, 510 ml ; eau distillée, 486 ml.

coupent mal. Il a fallu, dans la presque majorité des cas, séparer les ovaires des pièces florales les protégeant (glumes, glumelles). L'opération délicate consistait alors à inclure ces ovaires, souvent de petite taille, dans un sens tel que l'embryon soit coupé parallèlement à son plan de symétrie ; dans certains cas, quitte à avoir des coupes se débitant moins facilement, nous avons été obligé de garder une des glumelles de façon à conserver un repère pour cette orientation.

Les 584 figures reproduites représentent une série de dessins exécutés à la chambre claire. Nous avons pris le soin, pour faciliter les comparaisons, d'utiliser des grossissements ou semblables entre eux ou dans un rapport simple. Dans nos légendes, nous avons employé les abréviations internationalement admises (177) (voir p. 507).

L'une des difficultés de notre travail fut parfois de nous procurer des échantillons convenables ; des récoltes nombreuses sont dans certains cas nécessaires pour réunir sans lacune tous les stades désirables du développement. Aussi sommes-nous extrêmement obligé à M. G. AYMONTIN, assistant au Muséum National d'Histoire Naturelle ; à M. JACQUES-FÉLIX, Directeur de Recherche ; à M. J.-C. MESTRE, pharmacien ; à M. J. MIÈGE, Professeur à la Faculté des Sciences de Dakar ; à M. H. STEHLÉ, Directeur du Centre de Recherches Agronomiques à Petit-Bourg, à la Guadeloupe ; à M^{lle} Y. VEYRET, Chargé de recherches à l'ORSTOM, qui ont bien voulu nous faire parvenir des échantillons et auxquels nous adressons ici tous nos remerciements. De même, tant au Muséum auprès de M. J. WEILL, Jardinier-chef des Cultures botaniques, qu'à la Faculté de Pharmacie auprès de M. R. VERGER, Jardinier-chef, nous avons bénéficié pour nos récoltes d'un concours dévoué. Nous les en remercions vivement.

Enfin, nous exprimons tous nos remerciements à M. le professeur L. EMBERGER, correspondant de l'Institut, et à M. le professeur R. HEIM, membre de l'Institut, qui ont bien voulu favoriser la publication de notre travail dans les *Annales des Sciences naturelles*.

Nous exprimons également à MM. les Professeurs A. EICHHORN, A. DE CUGNAC, et à M^{lle} M. FOURCROY, notre vive reconnaissance pour s'être intéressés à nos recherches et pour avoir bien voulu faire partie de notre jury de thèse.

Ces recherches ont été réalisées sous la direction de M. R. SOUÈGES, Membre de l'Institut, et de M. le Professeur CRÉTÉ ; nous les prions de croire à nos sentiments de profonde gratitude.

II. — PARTIE DESCRIPTIVE

Robert BROWN, en 1810, fut le premier botaniste (1) à avoir une conception d'ensemble de l'organisation de la famille des Graminées ; il en distinguait nettement les deux divisions principales, Pooïdées et Panicoïdées, alors que les systématiciens ultérieurs, en poussant plus loin l'analyse, ne surent pas toujours conserver avec une netteté suffisante cette distinction capitale.

En effet, K. KUNTH (1833), S. ENDLICHER (1836), K. KOCH (1843), F. PARLATORE (1844) ne distinguèrent plus comme subdivisions que des tribus, sans chercher à les grouper en sous-familles. E. STEUDEL (1855), GARCKE (1882), HALLIER (1886), H. RIDLEY (1925), A. CHEVALIER (1934) firent de même.

Toutefois, à partir de 1846, on adopta de plus en plus, à l'instar de R. BROWN, une division des Graminées en deux grands groupes dont on fit ou des sous-familles ou des séries. C'est ainsi que E. FRIES (1846) distingue les Clisanthées et les Euryanthées ; C. GRENIER et D. GODRON (1855), G. BENTHAM et J. HOOKER (1883), E. BOISSIER (1884) et E. HACKEL (1887) font état des séries A et B qui, avec O. STAPF (1897), deviennent les séries I et II ; Ph. VAN TIEGHEM (1897) sépare les Lysaspidées ou Plagiodesmes des Synaspidées ou Prénodesmes. P. ASCHERSON et P. GRAEBNER (1898) distinguent les Panicoïdées et les Pooïdées ; A. HITCHCOCK (1920), les Panicoïdées et les Festucoïdées ; C. HUBBARD (1934), les Panicoïdées et les Pooïdées...

Le premier de ces groupes, toujours assez bien défini, est centré sur la tribu des Panicées (Graminées à épillets articulés au-dessous des glumes et portant à leur base des fleurs stériles) ; le deuxième, beaucoup moins bien délimité, sur celle des Festucées (épillets articulés au-dessus des glumes ; fleurs stériles à leur sommet). Dans ce dernier groupe, G. BENTHAM et J. HOOKER (18), dont l'œuvre considérable est, en fait, à la base de toutes les classifications qui suivirent, distinguent déjà très nettement la position spéciale des Bambusées. Mais il faut attendre les classifications de E. KRAUSE (1909) et de N. AVDULOV (1931), pour voir diviser les Graminées en trois sous-familles appelées Panicoïdées, Graminoïdées, Bambusoïdées dans le premier système, Saccharifères, Festuciformes et Phragmitiformes dans le second.

Ce point dès lors acquis, il restera presque uniquement à classer, épurer le groupe hétérogène des Festucoïdées. Il en résulte, dans les classifications les plus récentes, la création de nombreuses tribus : 37 (sans compter les Bambusoïdées) chez R. PILGER et E. POTZAL (130), 42 chez T. TATEOKA

(1) On trouvera un historique détaillé des classifications les plus anciennes dans l'ouvrage de J. LINDLEY [1853 (104)], ainsi que dans celui de H. PRAT [1936 (134)].

(183), 32, 26 et 27 respectivement chez H. JACQUES-FÉLIX (87), G. STEBBINS (179) et L. PARODI (127), d'où la nécessité de concevoir des unités d'ordre supérieur (sous-familles ou séries). En particulier, ces auteurs s'accordent à admettre l'existence d'un groupe important, les Chloridoïdées ou Éragrostoidées, réunissant les Chloridées, les Éragrostées et quelques autres tribus. De même ils séparent des Festucoïdées la série des Phragmitoïdées (*Phragmites*, *Arundo*, *Danthonia*) et celle des Oryzoïdées-Olyroïdées.

Au total, les grandes classifications modernes, malgré les apparences, sont beaucoup moins variables d'un auteur à l'autre que ne l'étaient celles des deux siècles précédents. En fait, au-delà des particularités de chacune, il convient de noter leur convergence, leur stabilité. Cela est dû à l'utilisation de plus en plus large de critères non morphologiques, parmi lesquels les données embryogéniques ont joué un rôle non négligeable.

Nous nous servons, pour présenter nos propres résultats, de la classification de R. PILGER (1954) (130), actuellement développée dans *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, d'ENGLER et PRANTL (130). Les autres classifications, plus récentes, et peut-être encore en progrès sur cette dernière, ne sont, par contre, pas aussi générales ou sont appliquées plus spécialement à une certaine flore (nord-américaine : G. STEBBINS ; africaine : H. JACQUES-FÉLIX...).

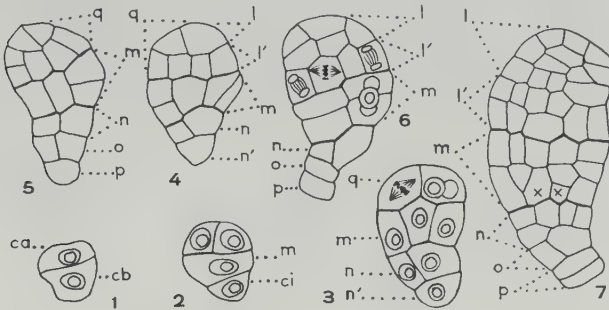
A. — SOUS-FAMILLE DES FESTUCOIDÉES

1. — Tribu des Festucées.

Sous-tribu des Festucinées.

GENRE *Briza*. — Les quelques stades embryonnaires du *Briza media* L. que nous avons pu étudier sont démonstratifs (Pl. III). A partir du pro-embryon bicellulaire (fig. 1) se forme une tétrade en T de la catégorie A_2 (fig. 2) ; les deux blastomères juxtaposés de la tétrade proviennent de *ca*, tandis que les éléments superposés *m* et *ci* sont issus de *cb*. Dans la figure 3, on assiste à la formation des quadrants (la cellule de gauche est en voie de division). En 4 et 5, les octants inférieurs ont déjà pris des cloisons longitudinales, tandis que les octants supérieurs sont indivis ; la figure 6 montre une situation inverse : le cloisonnement est plus précoce en *l* qu'en *l'*, où apparaissent cependant de nombreux fuseaux anaphasiques et télophasiques. En 7, *l* est large de deux à trois assises cellulaires, *l'* de une à deux.

Parallèlement, le blastomère intermédiaire de la tétrade se divise d'abord longitudinalement (fig. 3). Par cloisonnement transversal des deux cellules filles, il se forme deux (fig. 4, 5 et 6), puis trois assises cellulaires (fig. 7) ; la cellule inférieure de la tétrade donne pour sa part deux éléments superposés *n* et *n'* (fig. 3 et 4). Le premier se cloisonne verticalement (fig. 4, 5 et 6) en deux cellules qui prennent ensuite une paroi trans-

PLANCHE III. — *Briza media* L.

Embryogénie. — Gr. : 224.

versale (fig. 7 à gauche) ; le deuxième donne naissance à deux éléments superposés *o* et *p*.

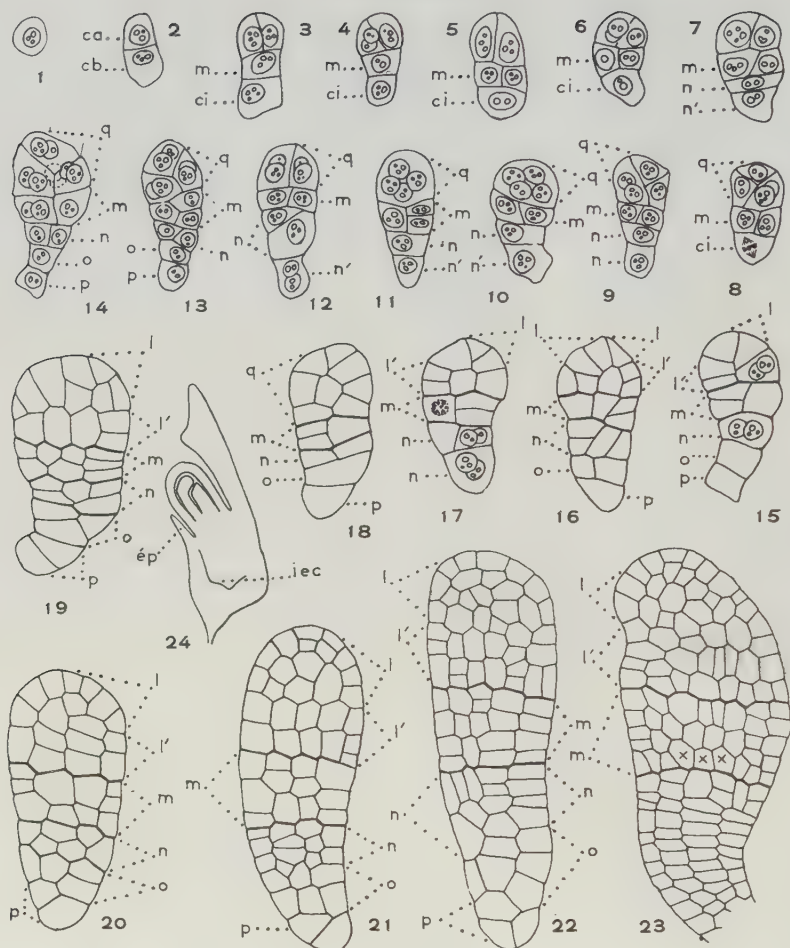
En 7, les différents étages embryonnaires sont particulièrement nets : entre *l* et *l'* s'amorce l'échancrure qui précède la formation du point végétatif de la tige ; au sein de l'étage *m* se devinent déjà les cellules (*xx*) à partir desquelles pourront s'identifier les initiales du cylindre central et de l'écorce au sommet radiculaire ; *n* fournira le primordium de la coiffe et participera avec *o* et *p* à la formation d'un court suspenseur.

GENRE *Dactylis*. — La planche IV représente la marche des segmentations chez le *Dactylis glomerata* L.

Au proembryon bicellulaire (fig. 2) issu du zygote (fig. 1) fait suite une tétrade en T dont les deux éléments supérieurs sont partagés par une cloison beaucoup plus souvent oblique (fig. 4, 6 et 7) que verticale (fig. 5). Aussi les quadrants se groupent-ils habituellement en un tétraèdre (fig. 8, 9, 10, 11, 13 et 14) et, plus rarement, dans un même plan horizontal

TABLEAU DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES POUR LES FIGURES

<i>ca</i> et <i>cb</i>	: cellules apicale et basale du proembryon bicellulaire.
<i>m</i> et <i>ci</i>	: cellule intermédiaire et cellule inférieure de la tétrade.
<i>q</i>	: quadrants.
<i>l</i> et <i>l'</i>	: octants supérieur et inférieur.
<i>n</i> et <i>n'</i>	: cellules filles de <i>ci</i> .
<i>o</i> et <i>p</i>	: cellules filles supérieure et inférieure de <i>n'</i> .
<i>pt</i>	: point végétatif de la tige.
<i>iec</i>	: initiales de l'écorce de la racine.
<i>icc</i>	: initiales du cylindre central.
<i>ico</i>	: initiales de la coiffe.
<i>co</i>	: coiffe ou portion médiane de la coiffe.
<i>c</i>	: coléoptile.
<i>cr</i>	: coléorhize.
<i>ép</i>	: épiblaste.

PLANCHE IV. — *Dactylis glomerata* L.

Les principales étapes du développement de l'embryon. — Gr. : 224 ; 156 en 23 ; 24 en 24.

(fig. 12). Il se forme généralement une sorte d'épiphyse (1) (fig. 13 et 14) ; l'étage *l* prend naissance à partir de cette dernière, tandis que les octants les plus inférieurs sont à l'origine de *l'*. L'étage *q* se trouve dès lors séparé en deux nouveaux étages ; les cloisonnements sont rapides à l'intérieur de *l* ; on assiste à la formation successive de deux (fig. 19), trois (fig. 20 et 21),

(1) Chez les Dicotylédones, le point végétatif de la tige prend naissance à partir de la région médiane et supérieure de l'embryon ; dans certains cas, il apparaît, lors de la formation des quadrants, une cellule occupant dès le début le sommet du proembryon : l'axe épicotylé tire alors son origine de cette seule cellule dite cellule épiphysaire ou épiphyse (170).

Chez les Monocotylédones, puisque le point végétatif de la tige a une origine latérale, le terme d'épiphyse ne traduit plus, au stade des quadrants, qu'une analogie de position avec ce qui se passe chez certaines Dicotylédones.

puis quatre assises cellulaires (fig. 22 et 23); pendant ce temps, *l'* prend un moins grand développement puisqu'en 15, 16, 17 et 19 il ne compte guère qu'une assise de cellules; en 20 et 21, deux; en 22 et 23, trois. A ce moment se forme à la limite des deux étages *l* et *l'* la dépression qui marque l'ébauche de la gemmule.

La cellule intermédiaire de la tétrade *m* se divise longitudinalement par une cloison soit nettement verticale (fig. 5, 6 et 11), soit oblique (fig. 7, 8, 9, 10 et 12). Les blastomères ainsi formés se cloisonnent transversalement (fig. 11, 13, 17, 18 et 19). Ils engendrent, en tout cas, un étage composé de deux à trois assises cellulaires (fig. 19 et 20), puis de trois à cinq (fig. 21 à 23). Dans la figure 23, on peut présumer de l'emplacement (*xx*) où se formeront les initiales du cylindre central et de l'écorce de la racine.

La cellule inférieure de la tétrade, *ci*, se divise plus ou moins rapidement (fig. 5 à 8) pour donner deux éléments superposés, *n* et *n'*. Les initiales de la coiffe proviennent de *n*, et *n'* donne naissance à un suspenseur assez massif dont les figures 10 à 22 montrent bien le mode de formation.

GENRE *Poa*. — L'embryogénie chez le *Poa annua* L. a été minutieusement étudiée par R. SOUÈGES (voir p. 502). Récemment, H. von GUTTENBERG (70) s'est intéressé tout particulièrement à la genèse des initiales au sommet radiculaire : son étude confirme les observations de R. SOUÈGES. De même, il précise que c'est aux dépens de l'étage *n* que se forme l'épiblaste : le développement de cet organe se ferait par le cloisonnement, sur deux côtés, d'une cellule du dermatogène située à la limite des deux étages *m* et *n*.

Le *Poa pratensis* L. a été l'objet des études de M. NISHIMURA (119, 120), qui s'est particulièrement attaché à l'observation des nombreux cas de polyembryonie que l'on rencontre dans cette espèce; un proembryon tricellulaire est représenté. Au sujet de cette même espèce, A. ANDERSON (4) tente de donner un aperçu du développement de l'embryon; les premiers stades, la tétrade, la formation des octants, sont correctement analysés. Mais l'auteur se trompe assurément quand il voit dans une dépression par trop précoce du corps embryonnaire l'origine du point végétatif. Il s'agit sans doute d'une de ces irrégularités fréquemment observées dans le développement des cellules du dermatogène. De toute façon, ce travail n'est pas vraiment rigoureux; les principales étapes du développement sont illustrées tantôt par des dessins tirés du *Poa pratensis*, tantôt par des figures représentant le *Poa compressa*; l'auteur se justifie de cette liberté en arguant du développement identique de l'embryon dans les deux espèces.

Nous avons nous-même repris, avec tout le soin désirable, l'étude du *Poa pratensis* L. (Pl. V) et observé quelques stades du développement chez le *Poa compressa* L. (Pl. VII). La cellule-œuf se cloisonne transversalement pour donner le proembryon bicellulaire (fig. 1); le blastomère supérieur prend une paroi verticale avant (fig. 2) ou après (fig. 3)

que le blastomère basal se soit lui-même divisé par une cloison horizontale (fig. 4) ; les deux éléments supérieurs de la tétrade en T ainsi formée se séparent par des cloisons méridiennes pour donner les quatre quadrants (fig. 6 et 7) disposés autour de l'axe dans un même plan.

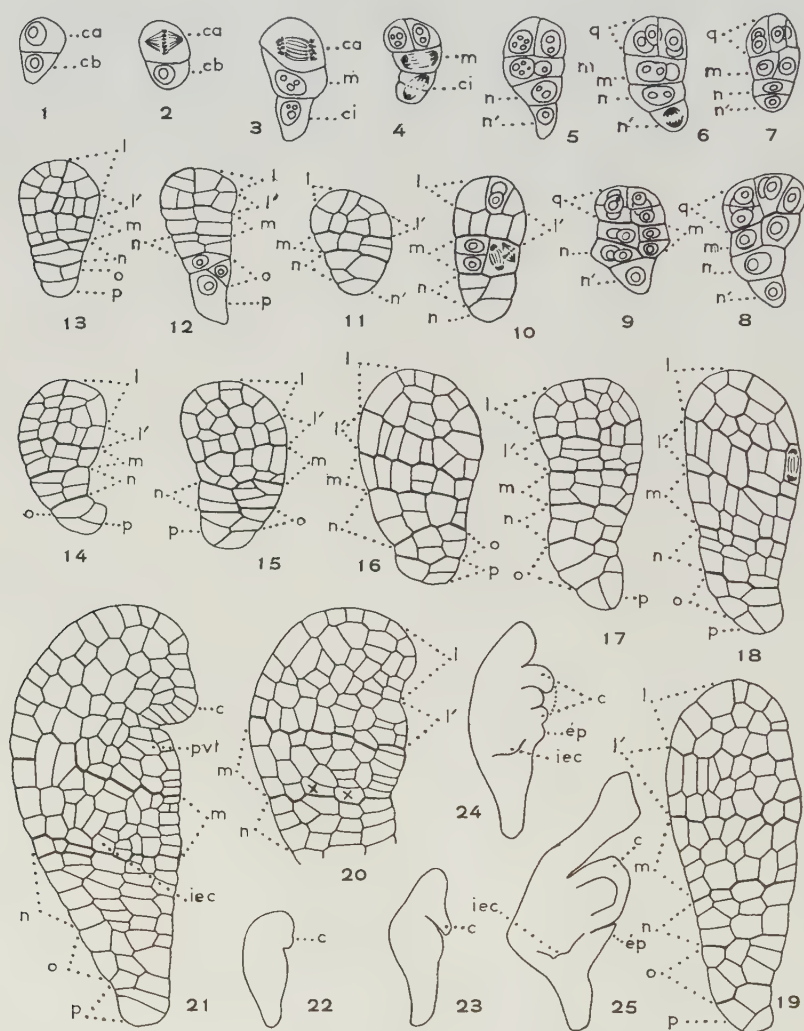


PLANCHE V. — *Poa pratensis* L.

Les principaux termes du développement de l'embryon. — Gr. : 224 ; 69 en 22, 23, 24 et 25.

L'étage *m*, d'abord formé de deux cellules juxtaposées (fig. 5, 6, 7 et 8), prend des cloisons tantôt périclinales, tantôt anticlinales, les deux modes de division s'observant souvent dans le même embryon (fig. 9, 10 et 11) ;

m s'accroît surtout en largeur par des divisions verticales (fig. 13, 14, 15 et 16), tandis que des cloisonnements horizontaux assurent l'édification d'un étage successivement formé de deux (fig. 16, 17 et 18), de trois (fig. 19), puis de quatre (fig. 20) assises cellulaires.

Le passage aux octants se fait soit par identification de cloisons verticales (fig. 8, à droite, et 10), soit par des divisions horizontales (fig. 8 à gauche et 9) ; les octants supérieurs engendrent l'étage *l*, les octants inférieurs, l'étage *l'*. Les figures 10 à 20 montrent comment on peut suivre, avec plus ou moins de précision, leur devenir ; en 20, la dépression latérale qui annonce la formation du point végétatif est particulièrement nette ; parallèlement se dessine la zone dans laquelle se différencieront les ini-

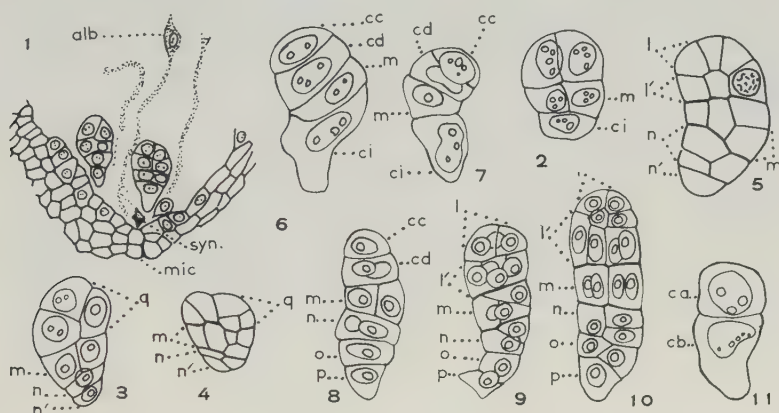


PLANCHE VI. — *Poa pratensis* L.

FIG. 1. — Cas de polyembryonie ; l'embryon de droite est normalement placé près du micropyle ; l'embryon de gauche, surnuméraire, est vraisemblablement d'origine nucléaire.

alb, albumen ; *mic*, micropyle ; *syn*, synergide. — Gr. : 117.

FIG. 2 à 11. — Formes anormales du développement.

cc, cellule fille supérieure de *ca* ; *cd*, cellule fille inférieure de *ca*. — Gr. : 224.

tiales de la racine (*xx*) : en 21, les initiales du cylindre central sont visibles.

Puis, les étages se chevauchant l'un l'autre ne peuvent plus être reconnus avec sécurité (fig. 21) : l'organographie prend le pas sur l'embryogénie. La lèvre supérieure du coléoptile *c* se dessine nettement en 21 (on remarquera que les cellules du scutellum augmentent de taille, mais se divisent peu). Cette dernière figure redessinée en 22 à un plus petit grandissement, permet, comparée aux figures 23, 24 et 25, représentées à la même échelle, de suivre le développement ultérieur, notamment la formation du coléoptile et de l'épiblaste (fig. 24 et 25).

Quant au suspenseur et au primordium de la coiffe, leur formation suit les processus déjà décrits pour les espèces précédentes ; les figures 5 à 19 et 21 permettent de s'en rendre compte.

M. NISHIMURA, dans son étude sur le *Poa pratensis*, avait souligné combien cette espèce présente d'anomalies : nombreux embryons anormaux, polyembryonie fréquente. Nous avons, en effet, observé des cas de polyembryonie (la figure 1 de la planche VI en donne un exemple) et, d'une façon générale, de nombreuses anomalies (Pl. VI).

Celles-ci concernent souvent la taille et la forme du jeune sporophyte : embryon géant (fig. 2 et 5 : comparer aux figures 4 et 10 de la planche V) plus ou moins difforme (fig. 3 : comparer à la figure 6, pl. V) ou, au contraire, très rétracté (fig. 4 : comparer à la figure 9, Pl. V).

Ces anomalies se rapportent aussi au mode de cloisonnement : appari-

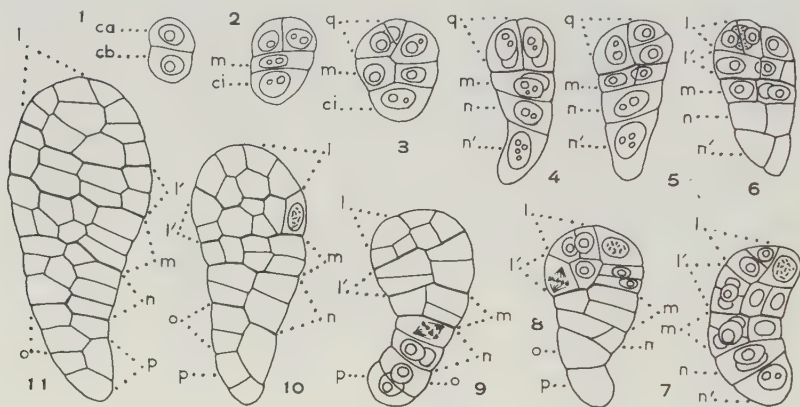


PLANCHE VII. — *Poa compressa* L.

Les principaux stades proembryonnaires. — Gr. : 224.

tion de tétrades linéaires (fig. 6 et 7) qui sont d'ailleurs capables de se développer quelque temps pour donner des embryons de forme filamenteuse (fig. 8, 9 et 10). Mais ces formes, le plus souvent géantes (remarquer particulièrement l'embryon bicellulaire et la tétrade représentés respectivement en 11 et 6), ne paraissent pas pouvoir poursuivre longtemps leur développement.

L'apparition de tétrades linéaires, assurément monstrueuses, témoigne d'un passage assez facile de la tétrade en T à la tétrade linéaire. Remarquons (voir chap. IV) que chez les Liliacées, où la tétrade est classiquement en A_2 , le *Gasteria verrucosa* a une tétrade normalement en C, exceptionnellement en A_2 .

Nous avons, par ailleurs, étudié les principaux stades proembryonnaires du *Poa compressa* (Pl. VII) ; les figures 1 à 11 confirment le développement observé dans l'espèce précédente ; mais l'allure générale des divisions est plus régulière. C'est ainsi que, en 4, au stade des quadrants, la loi des nombres est respectée (même nombre de blastomères en *ca* et *cb*) et que, en 6, 8 et 9, les limites sont nettes entre les étages *l* et *l'* issus des octants

supérieurs et inférieurs. Notre étude confirme ainsi les vues de A. ANDERSON, quant à la similitude du développement chez le *Poa pratensis* et chez le *Poa compressa*.

GENRE *Festuca*. — Des difficultés dans l'obtention des préparations microscopiques dans ce genre ne nous ont permis d'observer que quelques stades du développement : les graines de *F. pratensis* Huds. sont très souvent parasitées par des charançons et celles de *F. ovina* L., sans doute en raison des incrustations de silice de l'épiderme, se coupent particulièrement mal. Cependant, les trois figures que nous donnons du *F. ovina*

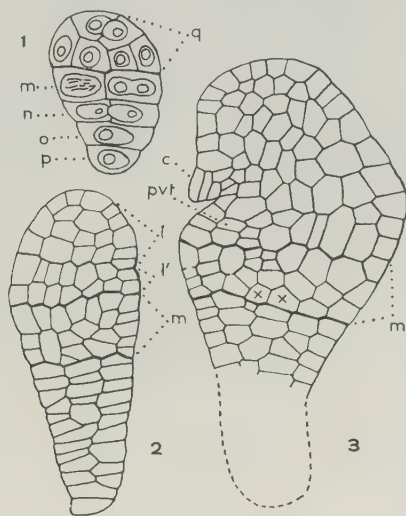


PLANCHE VIII. — *Festuca ovina* L.

Embryogénie. — Gr. : 224.

(Pl. VIII) montrent que cette espèce, au moins dans les grandes lignes, doit se développer conformément aux types que nous avons déjà décrits.

Quant à l'étude de W. HOWART traitant de l'embryon chez le *Festuca rubra* L., var. *tenuifolia*, elle ne porte que sur les formes adultes (85).

Sous-tribu des Beckmanniïnées.

GENRE *Beckmannia*. — Le *Beckmannia erucaeformis* Host (Pl. IX) que nous avons pris pour type de cette sous-tribu a un développement particulièrement net et régulier. La figure 2 correspond au stade de la tétrade, la figure 3 à celui des quadrants. En 4 et 5 on assiste à la formation des octants qui, en 6, forment deux étages *l* et *l'*, encore identifiables en 7. La cellule intermédiaire de la tétrade donne d'abord deux éléments juxtaposés.

posés qui, par deux nouvelles cloisons méridiennes, conduisent à quatre cellules circumaxiales (fig. 4 et 5) à l'origine du futur étage *m*. La cellule inférieure de la tétrade se divise elle aussi selon les processus classiques, faisant apparaître les étages *n*, *o* et *p* (fig. 2 à 5).

Les figures 7, 8 et 10 montrent bien la naissance du coléoptile ; les figures 11, 12, 13 et 14 représentent les derniers stades de l'organogenèse :

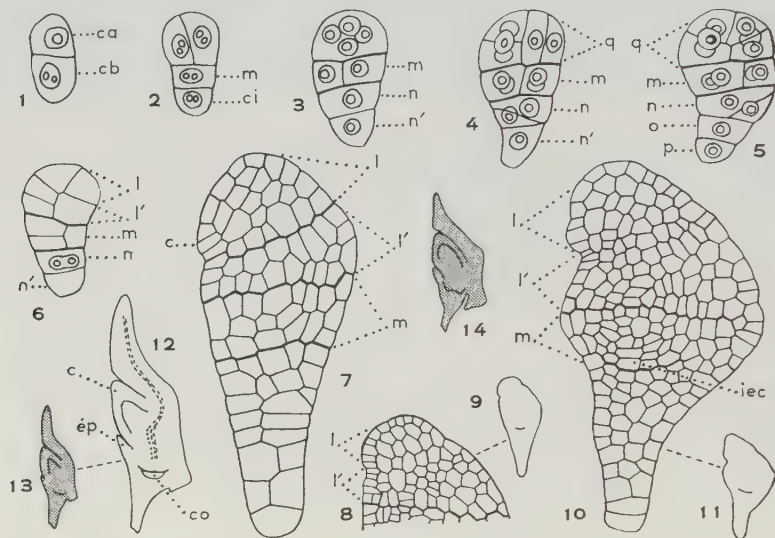


PLANCHE IX. — *Beckmannia erucæformis* Host.

Gr. : 224 ; 117 en 8, 10 ; 35 en 9, 11, 12 ; 18 en 13 et 14.

l'on remarquera notamment la formation d'une excroissance scutellaire ou « talon ».

Sous-tribu des Mélicinées.

GENRE *Melica*. — La planche X représente le développement de l'embryon chez le *Melica nutans* L. Le proembryon bicellulaire en voie de division, figuré en 1, ne laisse aucun doute sur la forme de la tétrade chez cette espèce ; le fuseau anaphasique, que l'on peut observer dans la cellule apicale, indique que la cloison sera perpendiculaire à la première paroi apparue ; de même, dans la cellule *cb*, la position des nucléoles, comme l'étirement du noyau, montrent que la cloison sera horizontale ; la tétrade est donc de la catégorie A_2 , ce que confirme la figure 2 où déjà les cellules intermédiaire *m* et inférieure *ci* se sont divisées chacune en deux éléments respectivement juxtaposés et superposés. Les deux blastomères supérieurs de la tétrade se cloisonnent par deux parois méridiennes pour donner les quadrants. Ces quatre cellules situées sur un même plan horizontal

engendrent les octants (fig. 4), qui eux-mêmes donnent naissance aux deux étages *l* et *l'*. Ces deux derniers, par le jeu de cloisonnements verticaux et horizontaux, s'accroissent en largeur et en hauteur. En 8 et 9 ils comprennent chacun deux assises de cellules ; en 11 et 12 ils en comptent trois. Quand *l* et *l'* se sont encore quelque peu élargis en prenant des cloisons périclinales, l'émergence du coléoptile apparaît (fig. 12), puis se précise, en même temps que se distinguent le renflement qui sera à l'origine de l'épi-

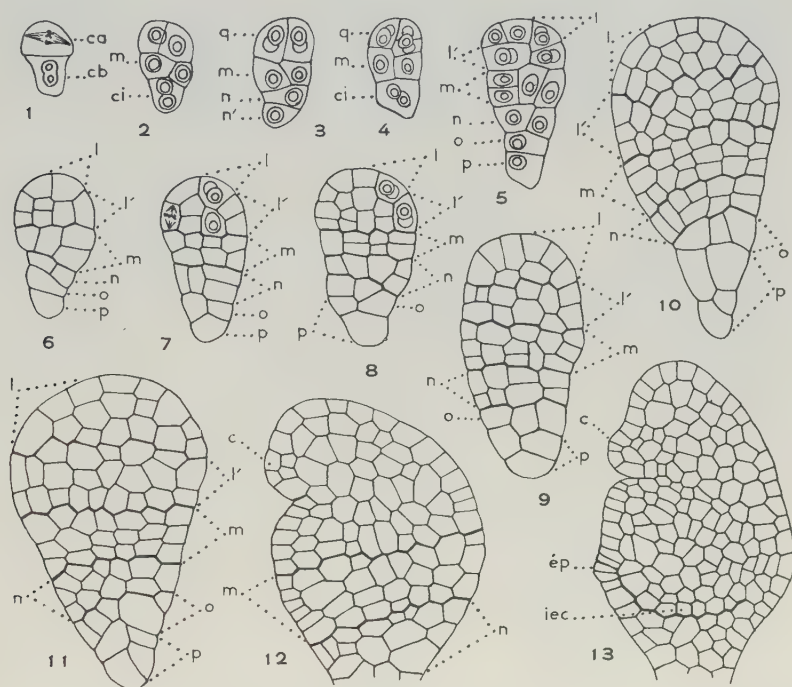


PLANCHE X. — *Melica nutans* L.

Les termes principaux du développement de l'embryon. — Gr. : 224 ; 179 en 13.

blaste et la zone où se différencieront ultérieurement les initiales de l'écorce et du cylindre central (fig. 13).

Pendant ce temps, la cellule inférieure de la tétrade donne naissance à un court suspenseur dont les figures 5 à 11 montrent quelques étapes de la formation.

Sous-tribu des Glycériinées.

GENRE *Glyceria*. — Notre attention s'est portée sur le *Glyceria fluitans* R. Br., commun en France dans les lieux humides. La planche XI montre les divers stades du développement embryonnaire chez cette espèce : on remarquera notamment la tétrade particulièrement nette (fig. 1) ; la for-

mation des quadrants qui apparaissent soit par des cloisonnements verticaux méridiens des éléments supérieurs de la tétrade (fig. 2), soit par des cloisonnements plus ou moins obliques (fig. 3), conduisant à des quadrants en partie superposés. Quoi qu'il en soit, il en résulte deux étages d'octants qui sont à l'origine des étages *l* et *l'*. Les figures 5 à 10 témoignent de la croissance de ces étages, tant en hauteur qu'en largeur; en 11 se forme la

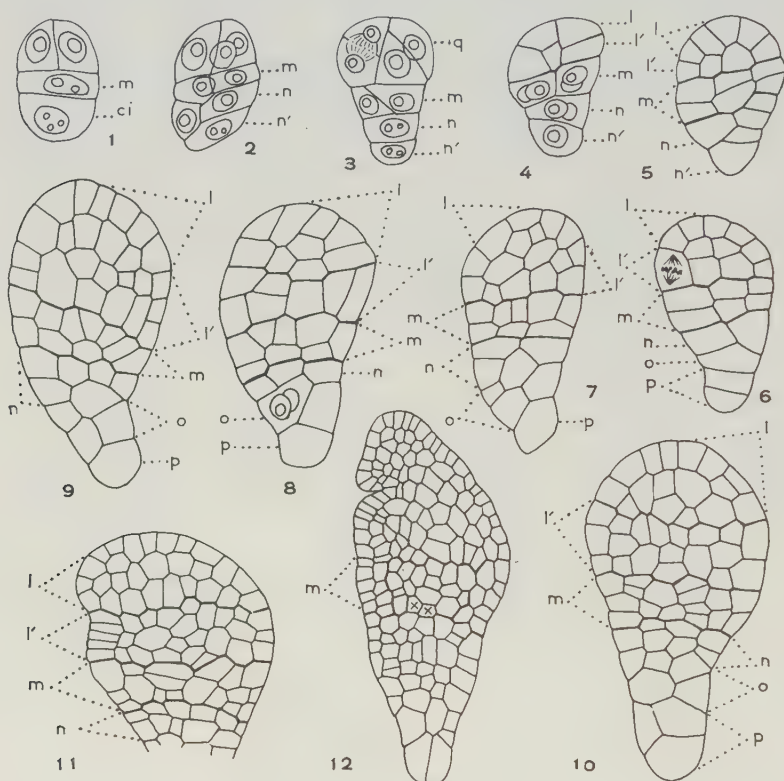


PLANCHE XI. — *Glyceria fluitans* R. Br.

Formes embryonnaires caractéristiques. — Gr. : 224 ; 186 en 11 ; 117 en 12.

dépression qui marque le début de la différenciation du coléoptile. La figure 12 représente un stade déjà nettement plus âgé ; on peut y distinguer la région (*xx*) qui sera à l'origine des initiales au sommet radiculaire. La formation du suspenseur se fait selon les processus déjà décrits.

Sous-tribu des Loliinées.

GENRE *Lolium*. — Les figures 1 à 14 (Pl. XII) représentent les stades évolutifs principaux chez le *Lolium italicum* A. Br. La tétrade en A_2 est

tout à fait comparable, comme taille et proportions, à celle que nous avons observée chez le *Glyceria fluitans*. Les figures 1 et 2 montrent que l'ordre des divisions en *ca* et *cb* est variable : ainsi, en 1, c'est la cellule basale du proembryon bicellulaire qui se divise la première, tandis qu'en 2 c'est la cellule apicale. De même, l'ordre des divisions dans les stades ultérieurs ne semble pas suivre de règle précise ; autrement dit, la loi des nombres s'applique rarement (fig. 5). En 4 par exemple, *m* est déjà formé de 4 cel-



PLANCHE XII. — *Lolium italicum* A. B.

Divers stades embryonnaires. — Gr. : 224 ; 168 en 13 ; 35 en 14.

lules juxtaposées, tandis que les deux cellules supérieures de la tétrade n'ont pas encore donné les quadrants.

Le passage aux octants est bien visible en 7 ; les figures 8, 9 et 10 font assister au début de l'individualisation des étages *l* et *l'* dont on peut suivre le devenir en 11, 12 et 13. Dans cette dernière figure, une légère dépression, à gauche, laisse deviner la région qui donnera naissance au coléoptile et au point végétatif de la tige. La figure 14 indique la forme générale de l'embryon quelque temps avant la maturité complète de la graine.

Sous-tribu des Brominées.

GENRE *Bromus*. — La planche XIII retrace, chez le *Bromus mollis* L., le développement embryonnaire qui, dans les grandes lignes, est identique à ceux que nous avons précédemment étudiés. On notera, à la deuxième génération, au stade dit des quadrants, que la forme du proembryon peut

être aussi bien trapue (fig. 3) que filamenteuse (fig. 4) ; on observera également que les quatre quadrants sont le plus généralement disposés autour de l'axe de l'embryon, dans le même plan (fig. 3 et 4), mais qu'ils peuvent être également superposés (fig. 5 à gauche). Comme dans les cas précédents, la filiation des étages *l* et *l'* s'observe avec plus ou moins de facilité : l'apparition de la dépression latérale qui marque la première



PLANCHE XIII. — *Bromus mollis* L.

Les principaux termes du développement de l'embryon. — Gr. : 224 ; 114 en 10, 11, 12, 13 et 14 ; 69 en 15 et 16 ; 18 en 17.

ébauche du coléoptile prend nettement naissance à la limite de ces deux étages (fig. 14).

Le suspenseur acquiert, chez cette espèce, un volume important. Le fait est bien visible quand l'embryon est âgé (fig. 15, 16 et 17), mais il se manifeste déjà aux stades proembryonnaires (fig. 11 à 14). Il est d'ailleurs très difficile de suivre avec précision la filiation des différents étages *n*, *o* et *p* ; les indications portées sur la planche XIII ne cherchent qu'à suggérer les processus les plus probables du cloisonnement. Enfin, fait remarquable, il ne se développe pas d'épiblaste (fig. 17).

L'article de P. BECK et J. HORTON (16) sur « la microsporogénèse et l'embryogénèse chez plusieurs espèces de *Bromus* » n'apporte par ailleurs aucune donnée précise sur le développement de l'embryon.

GENRE *Brachypodium*. — Le *Brachypodium distachyum* Beauv. a été remarquablement étudié en 1870 par J. HANSTEIN (cf. p. 501). La technique

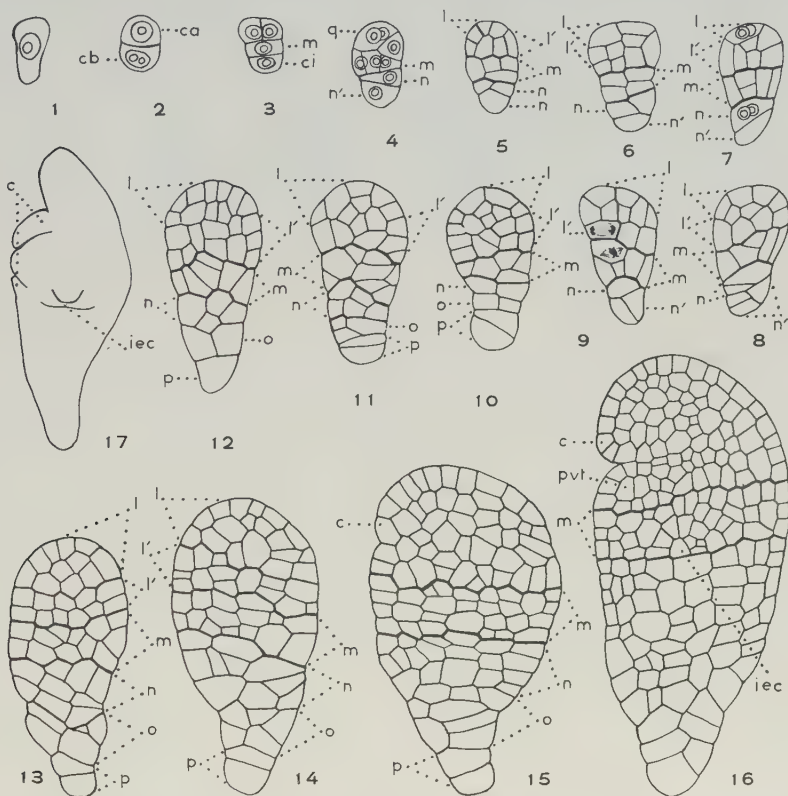


PLANCHE XIV. — *Brachypodium sylvaticum* Beauv.

Embryogénie. — Gr. : 224 ; 69 en 17.

utilisée par cet auteur — l'observation par transparence des embryons préalablement éclaircis par des passages successifs dans des solutions acides et alcalines — lève l'objection que l'on peut faire, aux coupes microscopiques, lorsque l'objet tronçonné possède une certaine largeur par rapport à l'épaisseur des coupes : celle de ne pas être rigoureusement axiales. En effet, dans une coupe légèrement inclinée, l'importance relative des différentes parties de l'embryon peut être modifiée. Or, au-delà de la troisième génération, on ne peut plus facilement, en utilisant les techniques modernes, discerner le cloisonnement exact des différentes cellules ; des

étages qui devraient apparaître nettement séparés sont parfois plus ou moins confondus. C'est seulement en comptant le nombre de leurs assises cellulaires (voir p. 500) que l'on estime le mieux l'importance que l'on doit accorder à chacun de ces étages. Dans ce but l'embryogéniste doit rechercher les coupes aussi axiales que possible et, pour les reconnaître, il lui faut analyser, dans l'ordre, la série des coupes fournies par un même embryon ; on peut toujours, cependant, bien que dans une marge étroite, discuter du choix de la figure représentée. Aussi les travaux de J. HANSTEIN, réalisés selon une tout autre technique, prennent-ils une valeur toute particulière. Notamment, ils montrent indubitablement que la dépression latérale qui marque le début de la différenciation cotylédonaire prend naissance près du sommet de l'embryon (voir notamment les fig. 16 A, 18 A et 20 A représentées dans les planches XV et XVI de l'ouvrage de J. HANSTEIN) : cette dépression se forme bien entre les étages *l* et *l'*, comme nous l'avons jusqu'ici montré, et non entre *q* et *m* (R. SOUÈGES).

* * *

Nous avons nous-même étudié le développement de l'embryon chez le *Brachypodium sylvaticum* Beauv. ; les diverses figures que nous donnons des principaux stades (Pl. XIV) ressemblent d'ailleurs étonnamment à celles qu'a représentées J. HANSTEIN pour le *B. distachyum*. Les cloisons cellulaires se forment chez ces deux espèces d'une façon irrégulière, ce qui rend délicate la délimitation des étages proembryonnaires (fig. 4 à 15) ; la formation d'un suspenseur volumineux (fig. 8 à 16) donne à l'embryon une forme trapue qui rend cette délimitation encore plus difficile. La suite des différentes figures montre bien, cependant, que le coléoptile et le point végétatif de la tige sont issus de l'étage *q* (fig. 15 et 16). Dans des embryons plus âgés (fig. 17), il est impossible de suivre la marche de la segmentation ; d'ailleurs, la différenciation des cellules n'est plus dominée par la notion d'étage porteur de destinées bien déterminées ; ces étages sont plus ou moins confondus à ce stade et ce sont les centres de croissance mis en place (point végétatif, initiales de la racine...) qui organisent le massif embryonnaire dans lequel il est encore impossible de distinguer les régions fondamentales : dermatogène, périblème et plérome.

2. — Tribu des Triticées.

GENRES *Elymus*, *Hordeum*, *Secale*, *Triticum* et *Agropyrum*. — Dans la tribu des Triticées sont rangées les principales céréales utilisées par l'homme. Aussi n'est-il pas étonnant que d'assez nombreux travaux d'embryogénie aient été consacrés à ce groupe.

C. NORNER, dès 1881, étudie les premiers stades embryonnaires : stades bicellulaires de la tétrade, des quadrants, des octants ; différenciation des deux étages *l* et *l'*, chez l'*Hordeum vulgare* L., le *Triticum vulgare* Vill.,

le *Secale cereale* L. L'interprétation qu'il en donne est correcte, à cette remarque près qu'il déclare que la cellule basale du proembryon cellulaire se cloisonne toujours avant la cellule apicale, alors que l'inverse s'observe aussi fréquemment. NORNER ne fait cependant pas une étude suivie de chacune de ces espèces, mais emprunte alternativement ses exemples à l'une et à l'autre (124).

En 1937, J. MODILEVSKI et R. BEILIS (115) donnent quelques images relatives au Blé, de la variété « Ukrainka » ; les premiers stades embryonnaires sont mal interprétés, mais, dans les stades âgés représentés, on peut

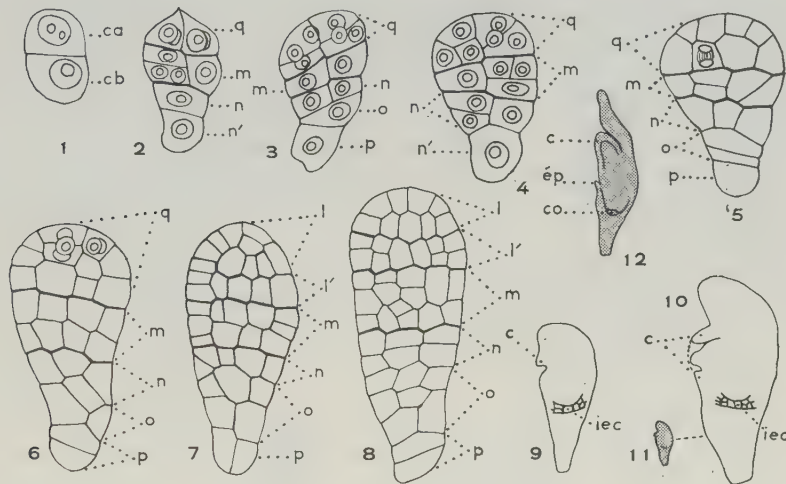


PLANCHE XV. — *Agropyrum repens* Beauv.

Divers stades embryonnaires. — Gr. : 168 ; 117 en 7 et 8 ; 35 en 9 et 10 ; 9 en 11 et 12.

voir que la dépression latérale située au-dessus du point végétatif apparaît proche du sommet.

De même, D. PERSIDSKY (129) donne quelques figures relatives à l'*Hordeum distichum* L.

Les observations de J. MERRY (112) en 1941, sur l'*Hordeum sativum* Pers. (1), sont les plus complètes. Les principaux stades du développement de l'embryon sont représentés, notamment les stades âgés. Là encore, l'on remarquera que l'échancrure qui précède la formation du coléoptile est très haute, conformément à l'origine de celui-ci à partir de l'étage *l*. Par contre, les stades embryonnaires ne sont pas toujours compris ; en particulier, J. MERRY n'a su analyser ni la tétrade, ni les quadrants, ni les octants, stades dont la netteté ne laisse aucun doute chez les Graminées. Visiblement, dès les tout premiers stades, l'auteur s'est refusé — ainsi qu'il l'affirme ensuite — à voir un arrangement cellulaire déterminé dans le proembryon.

(1) *Hordeum sativum* Pers. = *H. vulgare* L.

M. YAKOVLEV (206) (1950) représente quelques stades proembryonnaires (stades bicellulaire, de la tétrade, des quadrants, des octants) chez le *Triticum vulgare* variété *Lutescens* 062, mais son important travail porte surtout sur la comparaison, dans les diverses tribus des Graminées, de la structure des embryons âgés.

Plus récemment (1955), I. ROTH (146) a réalisé une étude minutieuse de l'embryogénie chez diverses espèces de Blés (*Triticum dicoccoides* Kornicke, *T. dicoccum* Schrank., *T. compactum* Host., *T. monococcum* L., *T. Timopheevi* Zhuk., *T. carthlicum* Nevski var. *darginicum*, *T. Spelta* L.), ainsi que chez l'*Elymus arenarius* L. et l'*Agropyrum junceum* Beauv. Il confirme la filiation habituelle des étages proembryonnaires chez les Graminées. Les figures qu'il donne relativement à la formation du coléoptile et du point végétatif apportent une nouvelle preuve de leur origine à partir de l'étage *q*.

De façon générale, et bien qu'elles soient à certains égards incomplètes, toutes ces études confirment que le développement embryonnaire chez les Triticées est analogue à celui que nous avons déjà analysé dans la tribu des Festucoïdées.

Il en est de même des quelques stades que nous donnons pour l'*Agropyrum repens* Beauv. (Pl. XV). On remarquera le passage aux octants (fig. 3 et 4) et la délimitation tardive des étages *l* et *l'* (fig. 4 à 8).

3. — Tribu des Avénées.

Sous=tribu des Avéninées.

GENRE *Avena*. — C. NORNER (124), P. TANNERT (184) et W. CANNON (39) ont décrit, chez l'*Avena sativa* L., quelques stades embryonnaires qui ne vont pas au-delà de la troisième génération. Notre propre attention s'est portée sur l'*Avena elatior* L. dont les graines, de taille plus réduite, se prêtent mieux à l'obtention des coupes microscopiques. La planche XVI résume nos observations.

Par deux bipartitions successives, il s'édifie une tétrade en T caractéristique (fig. 1 et 2). Les quadrants s'individualisent soit par cloisonnement vertical méridien (fig. 3), soit par cloisonnement horizontal (fig. 4 et 5). De toute façon, il se forme ensuite deux étages d'octants superposés (fig. 6) qui sont à l'origine des étages *l* et *l'* (fig. 7, 8 et 9). Les figures 10 à 15 permettent de suivre leur développement; c'est ainsi que *l'*, qui, au début, ne comprend qu'une strate cellulaire (fig. 9 et 10), donne bientôt deux assises de cellules (fig. 11 et 12), puis trois (fig. 13 et 14), puis un plus grand nombre (fig. 15). On assiste de même, dans les figures 10 à 15, au développement en largeur et en hauteur de l'étage *l*. En 15, le proembryon, en perdant sa symétrie axiale, devient embryon : à partir de la région inférieure de l'étage *l* prend naissance l'ébauche de la lèvre

supérieure du coléoptile, tandis que le point végétatif proprement dit de la tige se forme en l' .

A partir de la cellule intermédiaire de la tétrade, et par identification de

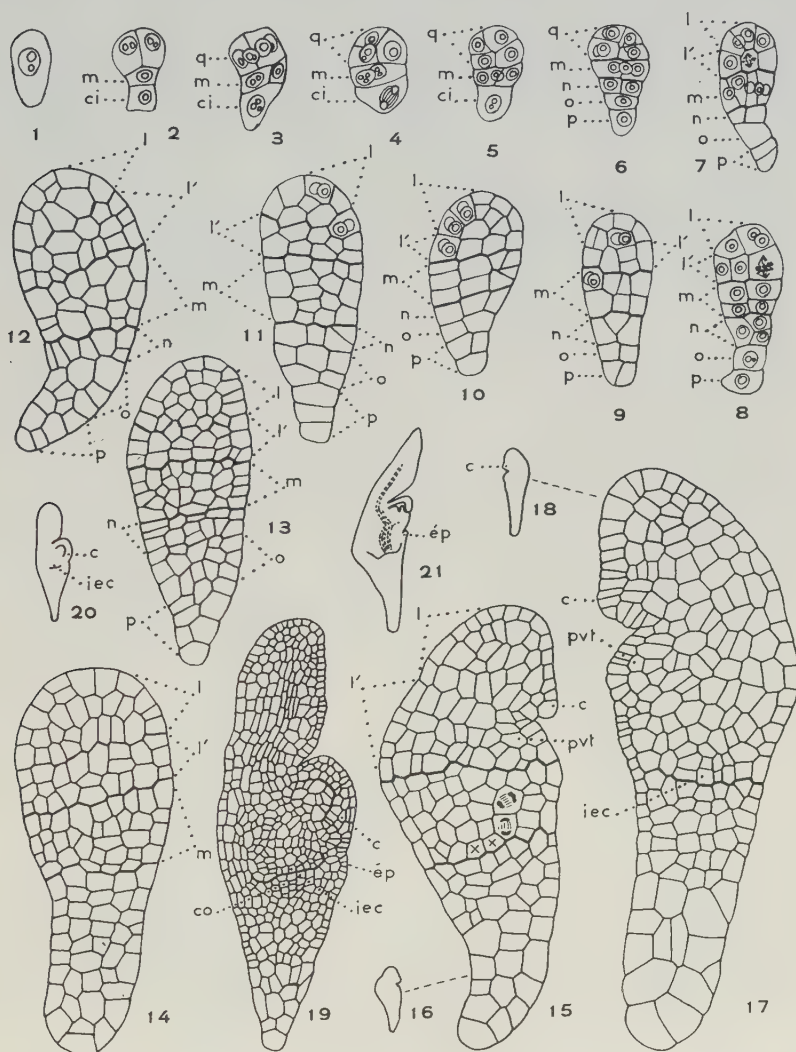


PLANCHE XVI. — *Avena elatior* L.

Les principaux stades du développement de l'embryon. — Gr. : 149 ; 117 en 13, 14, 15 et 17 ; 69 en 19 ; 18 en 16, 18, 20 et 21.

cloisons d'abord verticales (fig. 5, 6 et 7), puis horizontales (fig. 8, 9 et 10) et enfin obliques en partie (fig. 11, 12 et 13), se construit l'étage m qui fournit les initiales de l'écorce et du cylindre central au sommet radiculaire (fig. 15, 17 et 19).

Le suspenseur, à ses débuts, est formé par les cellules superposées *n*, *o* et *p* (fig. 6), issues par deux bipartitions successives de la cellule inférieure de la tétrade (fig. 3 à 5). Par le jeu de cloisonnements souvent irréguliers, il prend peu à peu une forme trapue (fig. 7 à 19). En 19, la coiffe est

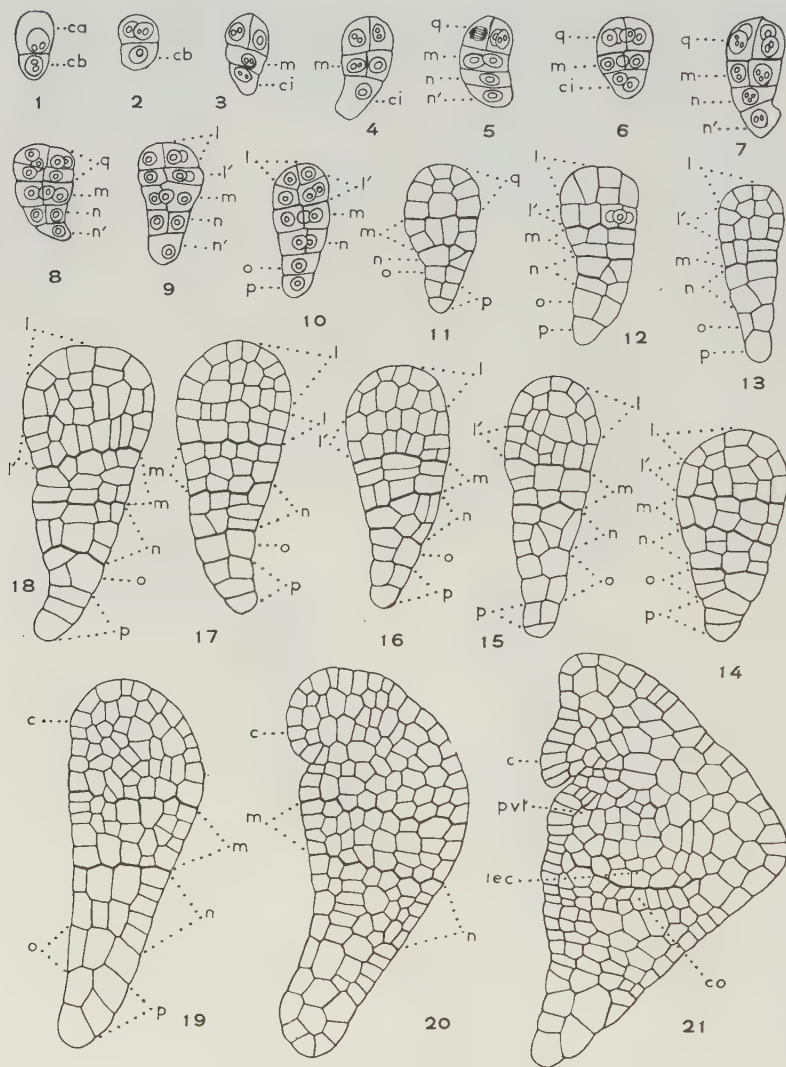


PLANCHE XVII. — *Holcus lanatus* L.

Les principaux termes du développement de l'embryon. — Gr. : 224.

déjà individualisée aux dépens de la partie supérieure de l'étage *n*, tandis qu'apparaît, à droite, une faible émergence qui correspond à l'ébauche de l'épiblaste. Ce dernier est bien visible en 21. Les figures 16, 18, 20 (tirée

de 19) et 21, toutes dessinées à la même échelle, permettent de se rendre compte des derniers stades du développement de l'*Avena elatior*; on notera la taille importante à laquelle parvient l'embryon adulte (fig. 21).

GENRE *Holcus*. — La planche XVII montre la suite des segmentations chez l'*Holcus lanatus* L. Le développement embryonnaire y est assez régulier, comme le révèle la vue d'ensemble des vingt et une figures, toutes dessinées à la même échelle.

Les quadrants se forment de la façon la plus classique, par division verticale méridienne des deux blastomères supérieurs de la tétrade (fig. 5, 6 et 7); le passage aux octants est, lui aussi, tout à fait conforme au processus habituel. Le développement des étages *l* et *l'*, dans l'ensemble très régulier (fig. 10 à 18), peut montrer certaines particularités: ainsi, en 15, l'étage *l'* est encore peu développé par rapport à *l*. Le début de la formation du coléoptile, à partir de la base de l'étage *l*, apparaît nettement en 19 et 20. La figure 21 correspond à un embryon déjà âgé, où les initiales au sommet radicaire commencent à être distinctes.

GENRE *Gastridium*. — Nous avons représenté dans la planche XVIII les principaux stades proembryonnaires relatifs au *Gastridium lendigerum*

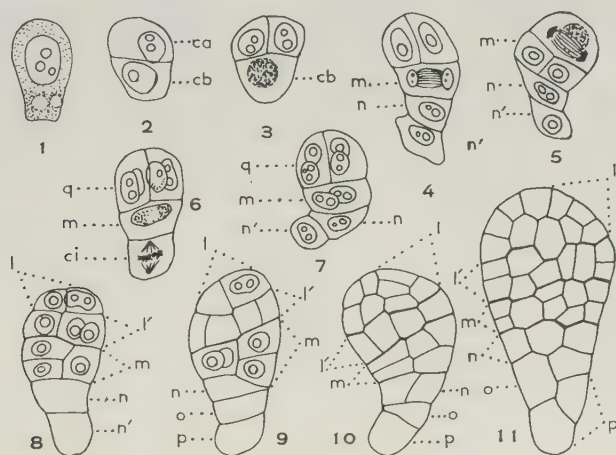


PLANCHE XVIII. — *Gastridium lendigerum* Gaud.

Principaux stades proembryonnaires. — Gr. : 224.

Gaud. Les quelques figures données montrent que le développement embryonnaire y est classique. A la deuxième génération, on peut voir (fig. 3) que la cellule apicale s'est cloisonnée la première: ainsi, la règle de W. CANNON et C. NORNER, selon laquelle la cellule basale du proembryon bicellulaire se diviserait la première, n'est-elle pas à retenir. La figure 5 montre particulièrement bien le passage aux quadrants grâce aux figures de mitose des blastomères supérieurs. Les cloisonnements des cellules

intermédiaire et inférieure de la tétrade précédent (fig. 5) ou non (fig. 6) la formation des quadrants ; aucune règle précise ne peut être donnée ; et de fait la loi des nombres semble rarement être suivie chez les Graminées. En 8 s'individualisent les octants supérieurs et inférieurs ; en 11, le proembryon est formé de ses cinq étages définitifs *l*, *l'*, *m*, *n*, *o* et *p*.

GENRE *Aira*. — Le développement embryonnaire de l'*Aira caryophyllea* L. est particulièrement démonstratif (Pl. XIX). Le nombre rela-

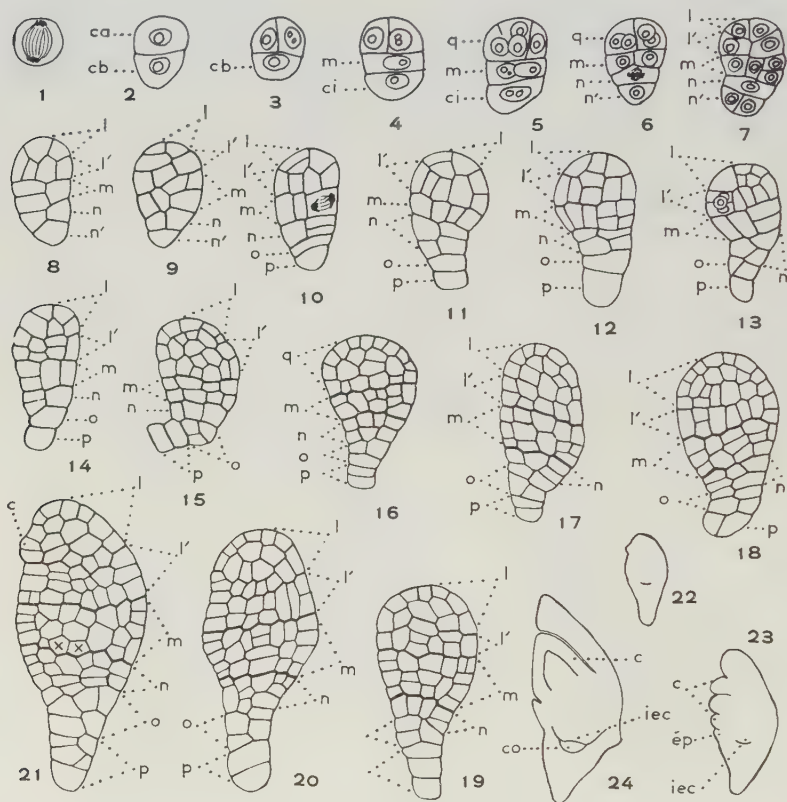


PLANCHE XIX. — *Aira caryophyllea* L.

Les principales étapes du développement de l'embryon. — Gr. : 224 ; 69 en 22, 23 et 24.

tivement petit des cellules composant l'embryon adulte rend l'observation plus aisée et plus précise que chez les autres Graminées. Les figures 1, 2, 3 et 4 illustrent les étapes nécessaires à la formation de la tétrade ; les figures 5 et 6 donnent deux aspects du stade des quadrants. La figure 7 fait assister à la différenciation des octants. Les développements des étages *l* et *l'* peuvent être suivis dans les figures 8 à 21. Le petit nombre

d'assises cellulaires dans chacun d'eux permet de vérifier la filiation des blastomères avec une certaine facilité ; remarquons, toutefois, que ce n'est que dans des coupes rigoureusement axiales que peuvent apparaître, bien différenciés, les étages *l* et *l'* ; dans les autres cas, il peut être délicat de les reconnaître (fig. 16, par exemple). Quoi qu'il en soit, la formation du coléoptile aux dépens de *l* et de *l'* se voit clairement en 21.

De même, on peut suivre avec une certaine rigueur le développement de l'étage *m* (fig. 8 à 21). En 21 on distingue la région (*xx*) à partir de laquelle se formeront les initiales du cylindre central et de l'écorce au sommet radiculaire. Le suspenseur, assez peu développé, se construit aux dépens des étages *n*, *o* et *p* de la façon habituelle. La figure 22, qui représente à plus petite échelle la figure 21, et les schémas 23 et 24 permettent de se rendre compte des stades ultérieurs de l'organogenèse chez l'*A. caryophylla*.

Sous-tribu des Danthoninées.

GENRE *Danthonia*. — Les stades principaux du développement de l'embryon chez le *Danthonia decumbens* DC. sont figurés dans la planche XX. On remarquera que les quatre quadrants sont généralement disposés dans un même plan horizontal (fig. 4 et 6), mais peuvent être aussi superposés pour deux d'entre eux et juxtaposés pour les deux autres (fig. 5).

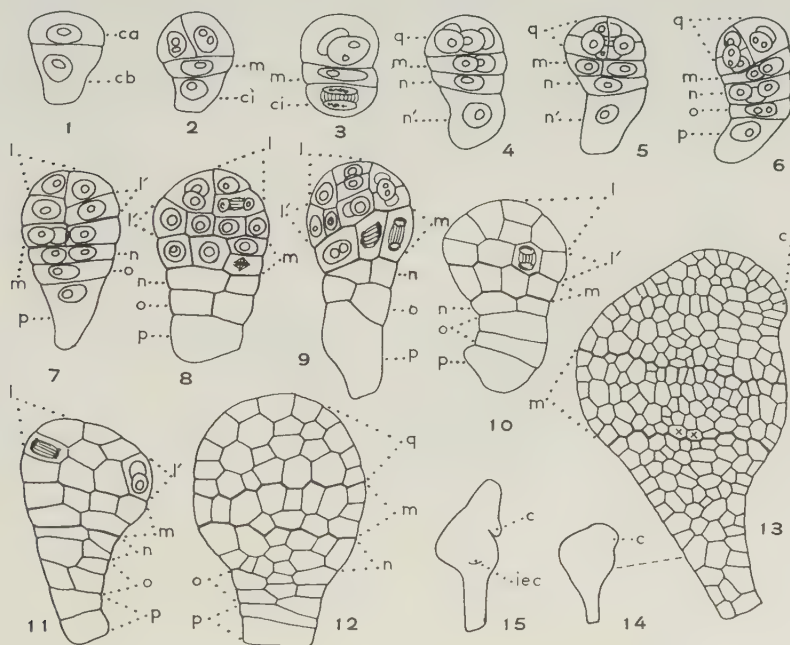


PLANCHE XX. — *Danthonia decumbens* DC.

Embryogénie. — Gr. : 224 ; 117 en 13 ; 35 en 14 et 15.

Les figures 7, 8 et 9 montrent la formation des octants supérieurs et inférieurs. Les étages l et l' , issus de ces derniers, s'individualisent peu (fig. 9, 10, 11 et 12) : dans la figure 9, par exemple, on distingue, à gauche, deux assises cellulaires, mais, à droite, il reste encore, non divisé, un blastomère qui déborde à cheval sur les deux étages ; autre exemple : il est impossible, en 12, de déterminer la part prise par chacun des étages l et l' . Cette particularité, nous le verrons, se retrouve dans le groupe des Panicoidées. Par contre, la formation de la dépression latérale qui correspond à l'ébauche du coléoptile se fait, à la base de l , comme chez les Festucoïdées que nous avons précédemment étudiées (fig. 13).

4. — Tribu des Arondinées.

GENRE *Phragmites*. — L'étude embryogénique du *Phragmites communis* Trin. (Pl. XXI) présente certaines difficultés ; cette espèce ne fructifie que dans les stations naturelles, et la petite taille du fruit ne permet pas de se rendre compte avec facilité de son degré de maturité : il convient de multiplier les récoltes ; de plus, la présence de longs poils blancs entourant les deux glumellules oblige à une extraction délicate des jeunes ovaires fécondés.

Il se forme, à la première génération, un proembryon bicellulaire (fig. 1), puis, à la seconde, une tétrade en T de la catégorie A_2 (fig. 2). A la troisième génération, le jeune sporophyte comprend huit blastomères disposés en quatre étages q , m , n et n' : c'est le stade des quadrants (fig. 5) ; la marche de la segmentation n'offre d'ailleurs pas toujours cette même régularité, ainsi que l'attestent les figures 3, 4 et 6, où la loi des nombres n'est pas respectée.

Les quadrants se segmentent par des cloisons rarement horizontales (fig. 9), le plus souvent par des parois verticales ou légèrement obliques (fig. 7 et 8), ce qui fait qu'il n'apparaît qu'exceptionnellement deux étages d'octants bien délimités (fig. 9 et 11).

L'étage m , d'abord formé de deux cellules juxtaposées, se divise de façon péricline en un groupe de cellules centrales et une rangée circulaire de blastomères périphériques (fig. 7 et 9), tandis que plus ou moins rapidement apparaissent des cloisons horizontales qui subdivisent l'étage m en deux strates cellulaires (fig. 8, 10 et 11) ; cet étage s'accroît d'abord en largeur par des divisions verticales (fig. 12), puis en hauteur par cloisonnements horizontaux (fig. 13).

Parallèlement, les blastomères n et n' , issus de la cellule inférieure de la tétrade, se divisent, le premier, longitudinalement (fig. 7 et 8), le second, en deux cellules superposées o et p (fig. 8) ; des divisions ultérieures, dans les éléments ainsi apparus, concourent à la formation d'un suspenseur volumineux qui, très tôt, implante l'embryon au sein de l'albumen (fig. 10, 11, 12, 13).

Les figures 14, 15 et 16 schématisent les derniers stades de l'embryoge-

nèse ; la formation du rebord basal du scutellum ou « talon » y est particulièrement nette.

L'ensemble du développement de l'embryon chez le *P. communis* présente ainsi des caractères particuliers (faible individualisation des étages *l* et *l'*, importance, dès les tout jeunes stades proembryonnaires, du suspenseur...) différents de ceux que nous avons vus jusqu'à présent

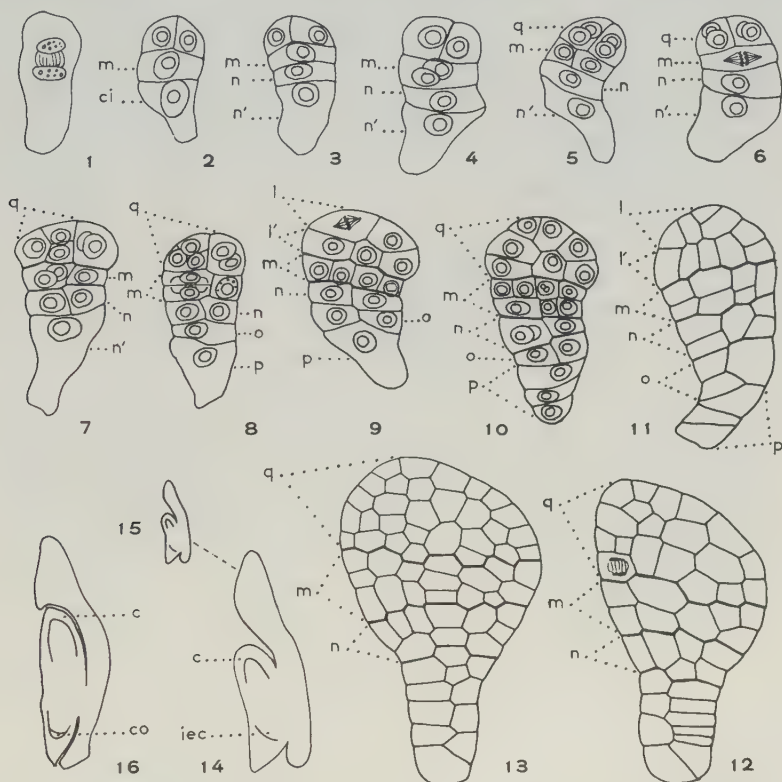


PLANCHE XXI. — *Phragmites communis* Trin.

Embryogénie. — Gr. : 224 ; 46 pour 14 ; 18 pour 15 et 16.

chez les Festucoidées ; ceci apparaît d'ailleurs rien qu'à l'observation rapide de l'ensemble de la planche XXI ; nous verrons que ces caractères sont identiques à ceux que l'on rencontre dans la sous-famille des Panicoïdées.

5. — Tribu des Phalaridées.

GENRE *Anthoxanthum*. — Les planches XXII et XXIII retracent les divers stades de l'embryogénèse chez l'*Anthoxanthum odoratum* L.

La première de ces planches concerne les stades proembryonnaires.

La filiation, tant des cellules que des étages, peut y être facilement suivie (fig. 1 à 17). La loi des nombres est assez souvent vérifiée (fig. 4, 7 et 9), mais, dans la figure 8, on peut remarquer que la cellule apicale n'a engendré que deux blastomères, alors que l'élément basal a déjà donné naissance aux étages *m*, *n* et *n'*.

La seconde planche est consacrée particulièrement aux derniers stades de l'organogenèse. En 19, sur le côté droit du dessin, apparaît, aux dépens de l'étage *l*, l'ébauche du coléoptile ; déjà on peut délimiter, au sein de

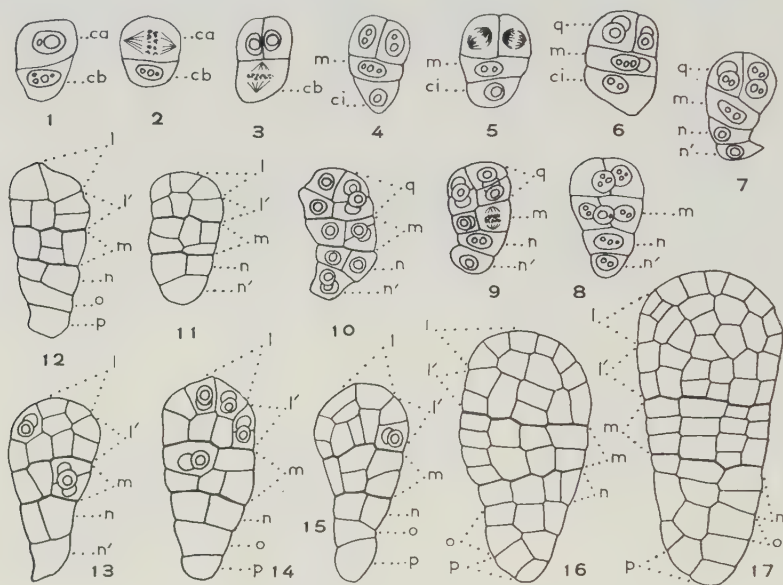


PLANCHE XXII. — *Anthoxanthum odoratum* L.

Les premiers stades du développement. — Gr. : 224.

l'étage *m*, la région (*xx*) dans laquelle s'individualiseront les initiales de l'écorce et du cylindre central au sommet radiculaire.

Dans la figure 20, la lèvre supérieure du coléoptile se dessine encore plus nettement et un véritable sillon la sépare de l'ébauche du point végétatif proprement dit, qui provient de *l'* ; les initiales de la racine s'identifient aisément.

La lèvre supérieure du coléoptile s'allonge ensuite, tandis que la partie inférieure du scutellum s'accroît au point de former une excroissance ou « talon » recouvrant en partie le suspenseur (fig. 22 à 28).

Puis, tandis que le point végétatif s'organise (en 26 apparaissent les ébauches des deux premières feuilles), le coléoptile s'accroît à la fois au sommet et sur les côtés, en forme de croissant (voir chapitre V, p. 584). Quand les bords inférieurs de ce croissant se sont suffisamment développés, ils deviennent visibles sur une coupe axiale longitudinale : le coléoptile

semble avoir deux lèvres, d'où les expressions de lèvre inférieure et de lèvre supérieure (fig. 26) ; au terme de sa croissance, le coléoptile formera un étui clos, percé au sommet d'une faible ouverture (fig. 28).

L'étage n engendre la coiffe, la coléorhize et l'épiblaste. Les cellules centrales de cet étage, soudées supérieurement aux initiales de l'écorce, se multiplient par segmentations tangentielle et radiales et donnent

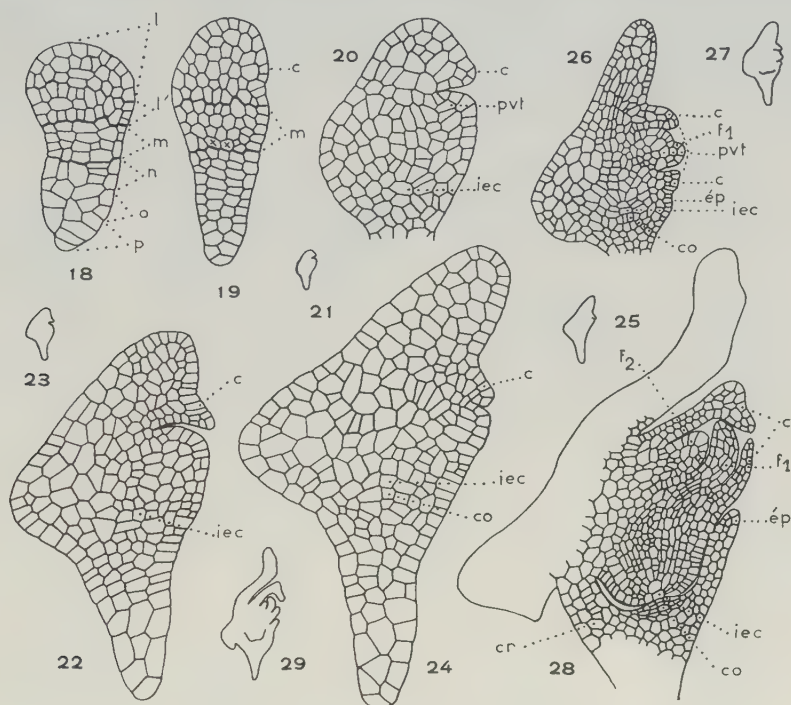


PLANCHE XXIII. — *Anthoxanthum odoratum* L.

Les derniers stades de l'embryogenèse

f_1 et f_2 , les deux premières feuilles de la gemmule — Gr. : 117 ; 69 en 26 et 28 ; 19 en 21, 23, 25, 27 et 29.

naissance à un tissu peu étendu, de forme conique, qui représente la coiffe (fig. 24 et 26). Les éléments latéraux et inférieurs du même étage concourent à la formation de la coléorhize qu'un décollement des tissus sépare de l'écorce radulaire, sauf dans la région des initiales de la coiffe (fig. 28).

L'origine de l'épiblaste aux dépens des cellules du dermatogène de l'étage n se distingue nettement en 26 et 28. C'est une formation tardive ; à ces stades, l'organogenèse est très avancée : on remarque notamment, dans l'axe du scutellum (fig. 26) et dans celui de la première feuille de la gemmule (f_1 ; fig. 28), les cellules allongées qui sont à l'origine des faisceaux procambiaux.

Les schémas 21, 23, 25, 27 et 29, tirés respectivement des figures 20,

22, 24, 26, 28, toutes dessinées au même grossissement, permettent de bien se rendre compte des diverses étapes du développement de l'embryon.

Nous avons plus minutieusement décrit, à titre d'exemple, les derniers stades du développement embryonnaire chez l'*A. odoratum*. Ces stades sont absolument comparables dans toutes les autres espèces que nous avons étudiées. Ils avaient, d'ailleurs — au contraire des stades pro-embryonnaires souvent méconnus ou mal interprétés, — fait l'objet de plusieurs travaux. On peut citer notamment ceux de J. HANSTEIN sur le *Brachypodium distachyum* (79) et ceux de J. MERRY sur l'*Hordeum sativum* (112), qui passent parfois inaperçus, malheureusement, aux yeux

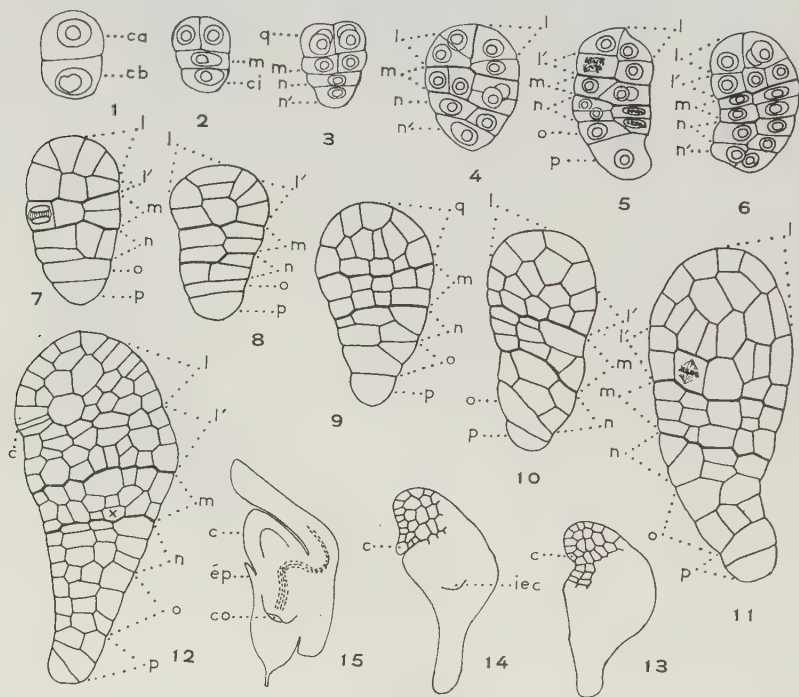


PLANCHE XXIV. — *Phleum pratense* L.

Embryogénie. — Gr. : 224 ; 168 en 12 ; 69 en 13 et 14 ; 45 en 15.

des auteurs modernes. C'est ainsi que W. BROWN (32), en 1959, présente comme une observation originale le mécanisme de la formation du coléoptile. Nous avons cru bon, non seulement de rappeler l'œuvre des anciens anatomistes, mais encore de faire, pour les derniers stades du développement, l'étude, malgré tout plus complète, que nous permettait notre connaissance des lois de l'embryogénie.

GENRE *Phleum*. — Les stades successifs que présente l'embryon chez le *Phleum pratense* L. sont comparables à ceux que nous venons de décrire

chez la Flouve. Les figures 1 à 15 de la planche XXIV résument nos observations. On y verra que le processus des divisions chez le proembryon est quelque peu moins régulier : la démarcation des étages *l* et *l'* est parfois délicate, voire impossible (fig. 9). Les figures 13, 14 et 15 donnent les principales étapes de l'organogenèse.

Quant à l'étude de M. NISHIMURA, relative au *Phleum pratense*, elle concerne surtout l'étude de la germination chez cette espèce (119).

GENRE *Ehrharta*. — Nous avons étudié une espèce du genre *Ehrharta*, l'*E. calycina* Sm. La planche XXV montre la suite des segmentations

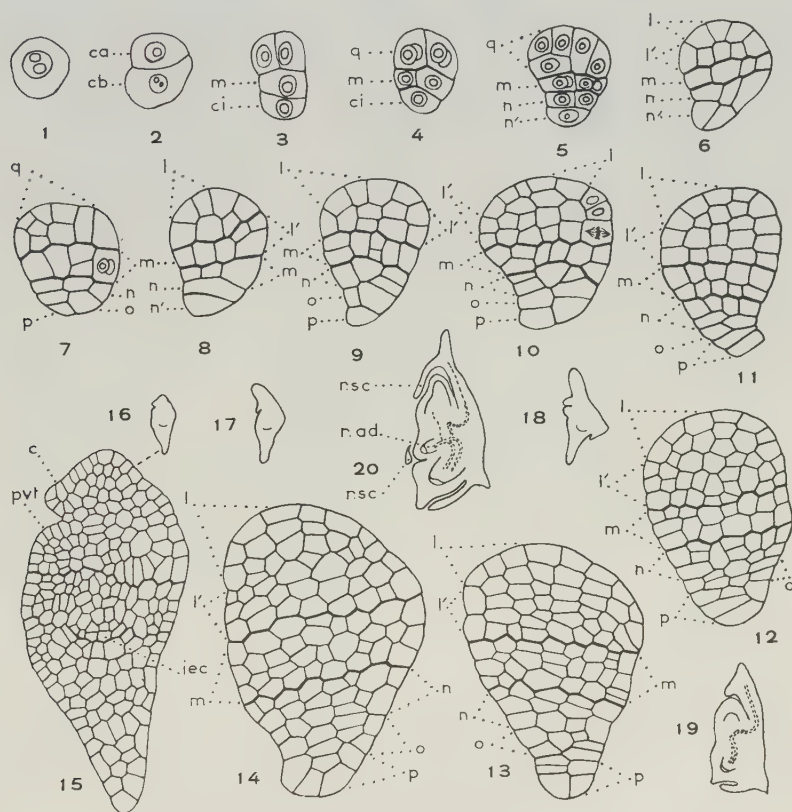


PLANCHE XXV. — *Ehrharta calycina* Sm.

Les principaux stades du développement ;
r. ad., racine adventive ; *r. sc.*, repli du scutellum. — Gr. : 224 ; 126 en 15 ; 18 en 16, 17, 18, 19 et 20.

chez cette espèce. Il convient de remarquer, dès l'abord, que la forme particulièrement massive de l'embryon se prête mal à l'observation des différents étages proembryonnaires ; notamment la délimitation des étages *l* et *l'* est souvent délicate. D'ailleurs, dès la quatrième génération,

l'individualisation des octants peut se faire normalement d'un côté par des cloisons horizontales, tandis que de l'autre apparaissent des cloisons verticales retardant d'autant l'apparition des deux étages *l* et *l'* (fig. 5 et 7).

En 15 apparaît l'émergence qui marque le début de la différenciation du coléoptile ; les initiales de l'écorce de la racine sont identifiables.

Les figures 16, 17, 18, 19 et 20 représentent les dernières étapes de l'embryogenèse. On notera que l'embryon au sein de la graine poursuit

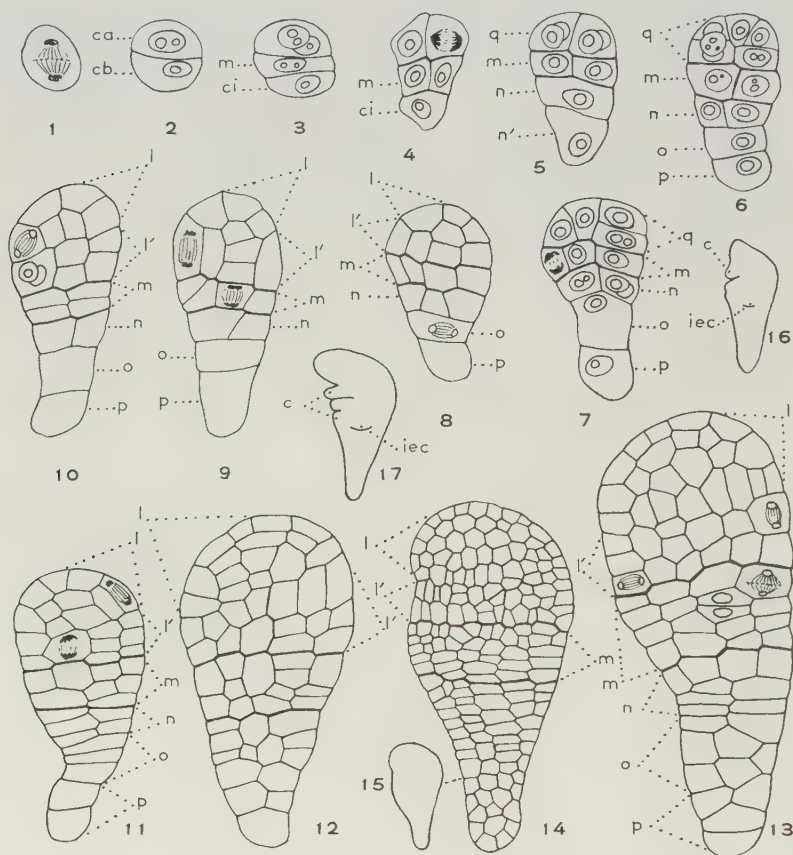


PLANCHE XXVI. — *Nardus stricta* L.

Les principaux termes du développement de l'embryon. — Gr. : 224 ; 117 en 14 ; 35 en 15, 16 et 17.

son développement jusqu'à un stade avancé : le scutellum, par ses replis (*r. sc.*), tant sur son rebord basal ou « talon » qu'à son sommet (ligule), entoure plus ou moins complètement l'embryon ; une racine adventive se forme en haut et en avant de la racine principale à l'endroit où devrait se développer l'épiblaste. La structure de l'embryon adulte est, par suite, très particulière (fig. 20).

6. — Tribu des Nardées.

GENRE *Nardus*. — Les affinités systématiques des Nardées sont discutées. En l'absence d'observations valables (45), l'étude embryogénique ne paraissait que plus intéressante. La planche XXVI résume l'étude du développement de l'embryon chez le *Nardus stricta* L.

Les figures 1 à 10 montrent successivement la formation de la tétrade (fig. 3), des quadrants (fig. 5), des octants (fig. 6 et 7) et la très nette délimitation des étages *l* et *l'* (fig. 8, 9 et 10). Les figures 11, 12 et 13 font assister au développement de *l* et de *l'*, tant en largeur, par des divisions périclinales, qu'en hauteur, grâce à des cloisonnements généralement horizontaux. Lorsque apparaît la dépression latérale qui précède la formation du coléoptile (fig. 14), l'étage *l* comprend trois à quatre assises cellulaires et *l'*, deux à trois. Les stades ultérieurs du développement sont représentés en 15, 16 et 17.

D'une façon générale, l'examen de l'ensemble des processus de la segmentation chez cette espèce montre que son embryogenèse se rapproche de celle que l'on trouve chez les Festucoidées.

B. — SOUS-FAMILLE DES ÉRAGROSTOIDÉES

1. — Tribu des Éragrostées.

Sous=tribu des Éragrostinées.

GENRE *Eragrostis*. — La planche XXVII retrace le développement de l'embryon chez l'*Eragrostis pilosa* Beauv. Au proembryon bicellulaire (fig. 2) issu de la cellule œuf (fig. 1) fait suite une tétrade en T de la catégorie A_2 (fig. 3 et 4). Les quadrants qui proviennent de la division médiane verticale des éléments supérieurs de la tétrade (fig. 5 et 6) donnent naissance, par cloisonnement horizontal, aux octants inférieurs et supérieurs (fig. 7) qui correspondent aux futurs étages *l* et *l'*. Mais ces étages, dès leur formation, sont rarement bien individualisés (fig. 9 et 11) et il convient, en fait, de n'envisager que leur ensemble ou étage *q*. Le coléoptile provient de la partie supérieure de cet étage (fig. 12 et 13) ; le point végétatif proprement dit, de sa région inférieure (fig. 14 et 15).

La cellule intermédiaire *m* de la tétrade se segmente verticalement (fig. 5 et 6). Les cellules filles se cloisonnent le plus souvent à l'aide de parois verticales (fig. 8 et 9), mais peuvent aussi se diviser, dès le début, horizontalement (fig. 7 à droite). De toute façon, après un certain nombre de cloisonnements verticaux, les éléments de l'étage *m* se partagent dans le sens de la hauteur, donnant naissance à deux assises cellulaires (fig. 10 et 11), puis trois (fig. 12 et 13) et, peu après, à quatre ou cinq assises de cellules ; à ce stade (fig. 15), l'on peut discerner la zone (*xx*) à partir de

laquelle se formeront les initiales de l'écorce et du cylindre central de la racine.

La cellule inférieure, *ci*, de la tétrade donne, pour sa part, deux cellules superposées, *n* et *n'*. Tandis que *n* se cloisonne à nouveau verticalement, *n'* se divise horizontalement en deux blastomères, *o* et *p* (fig. 6). Ces

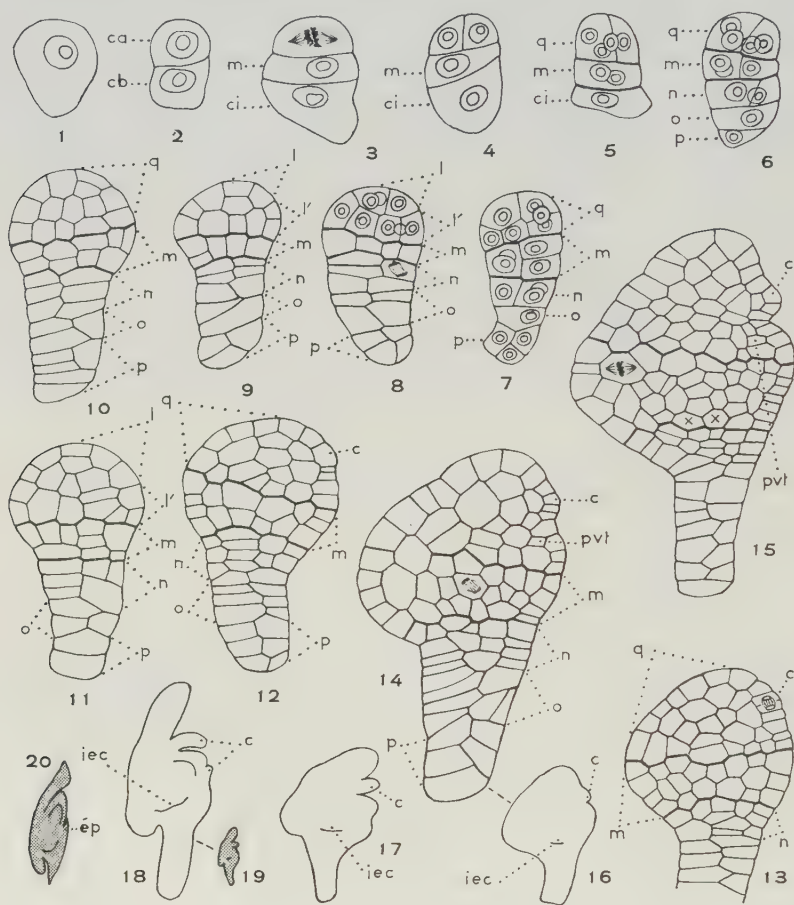


PLANCHE XXVII. — *Eragrostis pilosa* Beauv.

Les principales étapes du développement de l'embryon. — Gr. : 224 ; 69 en 16, 17 et 18 ; 18 en 19 et 20.

divisions en *n* et *n'*, *o* et *p* interviennent tôt dans l'embryogenèse, dès le stade des quadrants (fig. 6) : il en résulte la formation d'un suspenseur allongé qui implante rapidement les deux étages supérieurs de l'embryon, *q* et *m*, au sein de l'albumen. Les divisions ultérieures au niveau des étages *n*, *o* et *p* ne suivent pas de règles très précises, ainsi qu'il apparaît dans les figures 7 à 14.

Aux figures 16 à 20 correspondent les stades ultérieurs du développement

de l'embryon, plus précisément ceux qui concernent l'organogenèse du coléoptile et du point végétatif de la tige ; ces figures montrent aussi l'importance prise peu à peu par le scutellum, qui, chez l'adulte, forme un rebord basal ou « talon ». L'épiblaste est une formation tardive, comme on peut l'observer dans la figure 20.

GENRE *Eleusine*. — S. NARAYANASWAMI a étudié le développement de l'embryon chez l'*Eleusine coracana* Gärtn. (117). Les dessins qu'il en donne

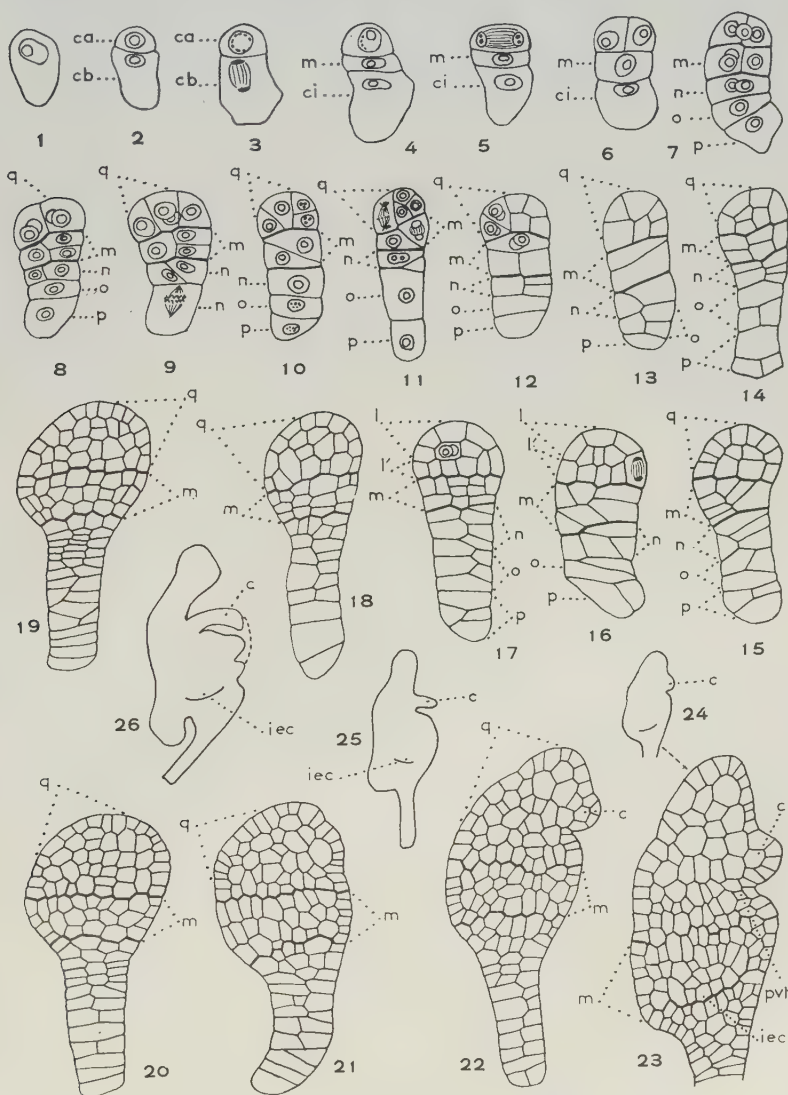


PLANCHE XXVIII. — *Eleusine coracana* Gärtn.

Embryogénie. — Gr. : 224 ; 69 en 24, 25, 26.

n'ont trait qu'aux premiers stades de l'organogenèse, l'auteur n'ayant pas suivi la filiation des étages au-delà de la quatrième génération. Les figures 1 à 26 (Pl. XXVIII) résument l'ensemble de nos observations sur l'embryogénie de cette espèce.

Le développement de l'embryon est, dans l'ensemble, comparable à celui que nous venons de décrire en détail pour l'*Eragrostis pilosa*. Les figures 1 à 20 concernent les différents stades proembryonnaires ; on remarque, comme dans l'espèce précédente, la formation rapide d'un suspenseur du type grêle, allongé (fig. 18 et 19) et non plus trapu comme les précédents ; son rôle est de placer le corps de l'embryon au centre du massif cellulaire formé par l'albumen ; de même, on notera que les quadrants ne donnent que rarement deux étages d'octants bien différenciés : il convient de parler d'un massif cellulaire *q* plutôt que de deux étages *l* et *l'* (fig. 16 et 17).

Les figures 21 à 26 correspondent aux stades ultérieurs du développement ; l'origine du coléoptile aux dépens de la partie supérieure de *q* apparaît bien en 21 et 22 ; les initiales du cylindre central au sommet radiculaire sont nettes en 23. Les dernières figures permettent de vérifier quelle est l'importance relative prise par les différentes parties de l'embryon proche de la maturité ; le scutellum, muni d'un fort « talon », est particulièrement développé ; l'épiblaste se forme si tardivement qu'il n'est pas encore visible sur nos figures.

Sous-tribu des Sporobolinées.

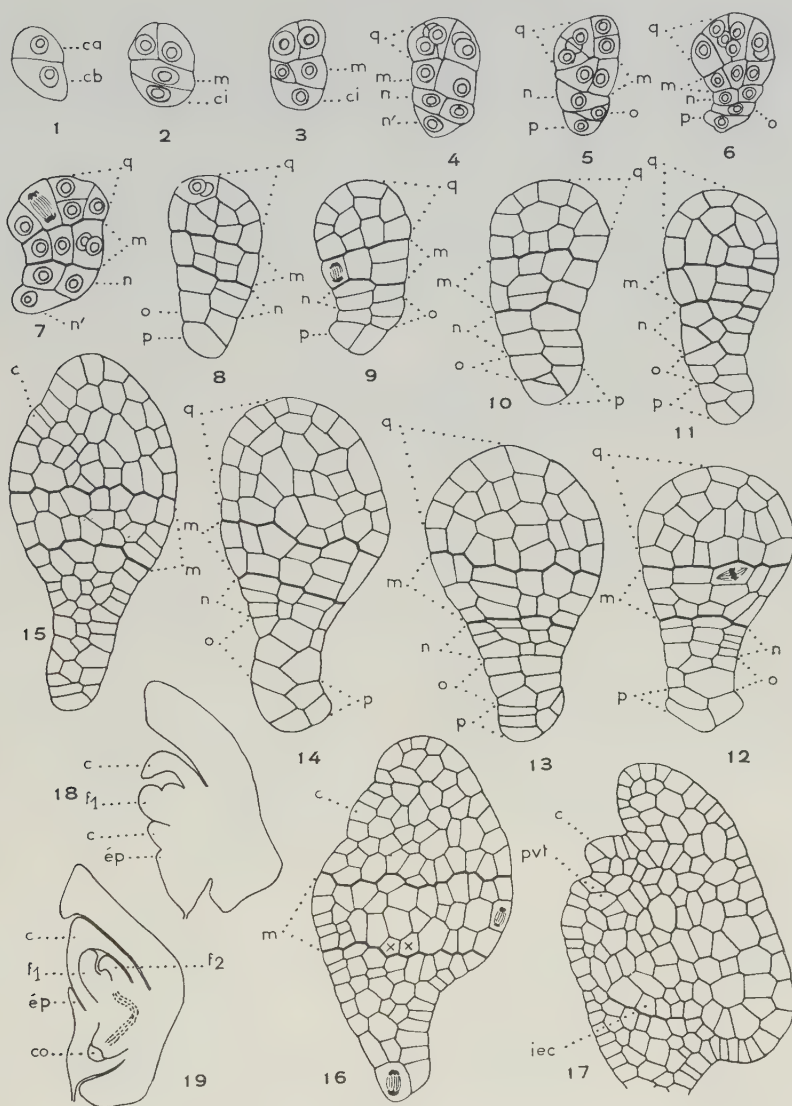
GENRE *Sporobolus*. — Notre attention s'est portée sur le *Sporobolus tenacissimus* Beauv. La planche XXIX montre la suite des segmentations chez cette espèce.

Les particularités que nous avons mentionnées dans l'étude des deux genres précédents se retrouvent ici ; notamment, il est difficile de parler d'octants supérieurs et d'octants inférieurs. La formation de ces blastomères à partir des quadrants est, d'ailleurs, assez irrégulière (fig. 4, 5, 6 et 7), car elle procède souvent de cloisonnements verticaux (fig. 6 et 7) ou obliques (fig. 5 à gauche). Cependant, la division la plus souvent rencontrée chez les Graminées, par paroi horizontale, est également observée (fig. 5 à droite).

Un suspenseur allongé implante très tôt l'embryon au sein de l'albumen ; il est cependant moins développé que chez les deux autres Éragrostoidées que nous avons précédemment étudiées (fig. 7 à 16).

La formation du coléoptile (fig. 15) se fait sans qu'aucun sillon ne l'ait préalablement séparé de la région d'où prend naissance le point végétatif proprement dit. Cette formation du coléoptile est ainsi analogue à celle que nous avons rencontrée dans les autres Éragrostoidées.

Les figures 18 et 19 donnent deux stades de l'organogenèse : le « talon » du scutellum, l'épiblaste, ainsi que les deux premières feuilles de la gemmule y sont bien visibles.

PLANCHE XXIX. — *Sporobolus tenacissimus* Beauv.

Les principaux stades du développement de l'embryon.

f_1 et f_2 : première et seconde feuilles de la gemme. — Gr. : 224 ; 192 en 15, 16 et 17 ; 69 en 18 ; 27 en 19.

Sous-tribu des Chloridées.

GENRE *Chloris*. — Les quelques stades embryonnaires que nous avons représentés dans la planche XXX ont trait au *Chloris submutica* H. B. La figure 3 donne l'aspect des quadrants. Si l'on tient compte des figures de mitose dans la cellule intermédiaire de la tétrade *m*, et dans la cellule inférieure, *ci*, on doit admettre que les deux blastomères supérieurs de la tétrade se sont divisés les premiers. Les figures suivantes, 4 et 5, indiquent de même que le suspenseur se divise avec moins de rapidité que chez d'autres Éragrostoidées (*Eragrostis pilosa*, *Eleusine coracana*). La division en octants supérieurs et inférieurs est également plus nette (fig. 5) ; en 6,

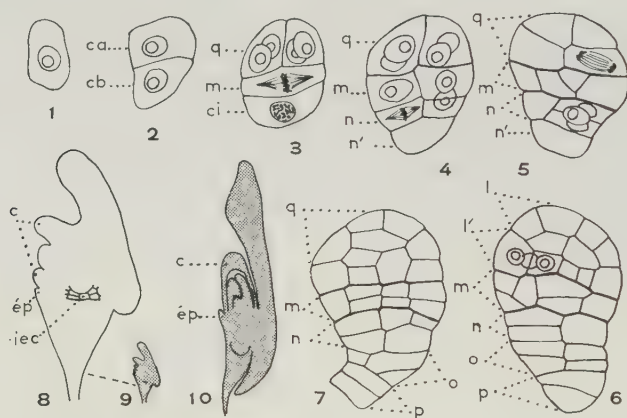


PLANCHE XXX. — *Chloris submutica* H. B.

Divers stades embryonnaires. — Gr. : 224 ; 69 pour 8 ; 18 pour 9 et 10.

on distingue les deux étages *l* et *l'*. Les figures 8, 9 et 10 concernent les stades âgés du développement : il se forme un épiblaste, ainsi qu'un volumineux scutellum avec « talon ».

GENRE *Bouteloua*. — Étudiant le développement de l'embryon chez le *Bouteloua eriopoda* Torr (181), L. STREETMAN et N. WRIGHT n'ont pas su suivre la filiation des divers étages au cours de l'embryogenèse ; ils ont, par contre, donné toute une série de photographies, qui illustrent bien la marche générale du développement. On y voit, par exemple, comment, dès la phase proembryonnaire, le développement de l'embryon s'accélère brusquement. En quelques heures (L. STREETMAN et N. WRIGHT ont suivi la croissance de l'embryon dans le temps), l'embryon augmente fortement de taille ; l'organogenèse bouleverse toutes les structures proembryonnaires, en particulier les dispositions en étages définis.

Ces photographies permettent, d'autre part, de reconnaître, dans le développement de l'embryon du *B. eriopoda*, les principaux caractères que

nous avons déjà observés chez les autres Éragrostoidées en général : importance relative, au début de l'embryogenèse, du suspenseur, division peu marquée en étages du massif cellulaire provenant des quadrants, apparition du coléoptile sans formation préalable d'un sillon.

2. — Tribu des Lappaginéés.

GENRE *Tragus*. — Nous avons étudié les principales étapes de l'embryogenèse chez le *Tragus racemosus* Steud. (fig. 1 à 20, planche XXXI). La

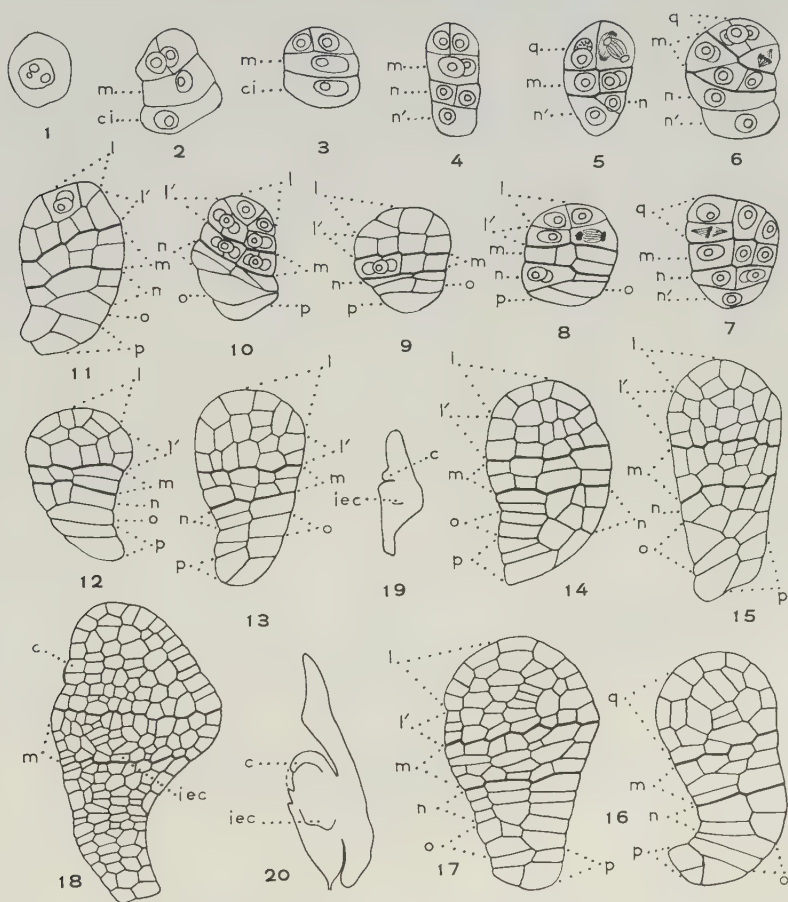


PLANCHE XXXI. — *Tragus racemosus* Steud.

Les principaux termes du développement. — Gr. : 224 ; 117 pour 18 ; 35 pour 19 et 20.

filiation cellulaire s'y suit facilement. Il n'est pas rare que le passage aux octants se fasse directement par un cloisonnement horizontal des qua-

drants (fig. 6, 7 à gauche, 8). Il peut aussi, comme le montre particulièrement bien un fuseau mitotique dans la figure 5, résulter de leur cloisonnement vertical et c'est seulement dans les octants que se formeront les premières parois horizontales (fig. 7 à gauche). La différenciation des étages *l* et *l'* peut être observée dans les figures 9 à 17 ; en 18, on remarque la première ébauche du coléoptile ; ce dernier apparaît sans qu'une échancrure ne l'ait, au préalable, séparé du reste du point végétatif ; ce mode de formation est identique à celui que nous avons retrouvé chez les Éragrostoidées. De même il convient de remarquer le volume relativement important que prend le suspenseur (étages *n*, *o* et *p*) dès les premiers stades du développement, caractère propre à cette sous-famille.

C. — SOUS-FAMILLE DES ORYZOÏDÉES

GENRE *Oryza*. — L'embryon de l'*Oryza sativa* L. a fait l'objet de plusieurs travaux. S. TERADA (185), K. YASUI (208), Y. NOGUCHI (123), en particulier, ont représenté quelques étapes du développement de l'embryon. Les stades qui font suite au proembryon bicellulaire sont mal observés ; les figures sont erronées. Les observations portant sur des stades âgés sont meilleures, notamment celles qui concernent la formation du coléoptile.

J. CHO (43) a plus spécialement analysé la structure de l'embryon adulte, en particulier sa vascularisation.

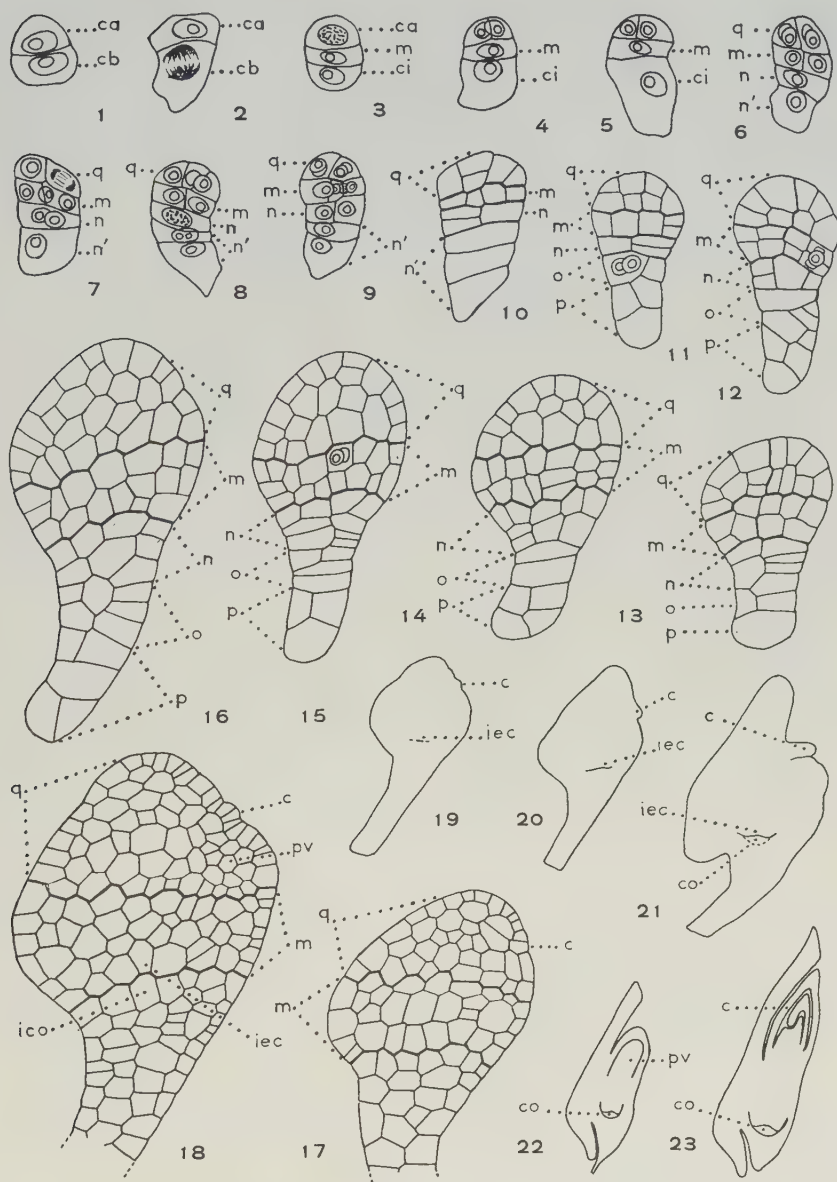
M^{lle} Y. VEYRET vient d'étudier avec une grande précision les diverses étapes de l'embryogenèse. Il est délicat de faire état de ses travaux, puisqu'ils n'ont pas encore été publiés. Mais l'auteur nous a fort aimablement communiqué des dessins inédits et nous avons nous-même pratiqué un certain nombre de coupes ; le développement de l'*O. sativa* correspondrait à celui que nous avons trouvé d'une façon générale pour toutes les Graminées. Par sa forme massive, l'embryon rappelle celui de l'*Ehrharta calycina* ; la naissance du coléoptile et du point végétatif y suivraient les mêmes règles.

D. — SOUS-FAMILLE DES PANICOÏDÉES

Tribu des Panicées.

GENRE *Setaria*. — La planche XXXII permet d'assister aux segmentations de l'embryon chez le *Setaria verticillata* Beauv. Comme c'est le premier exemple de l'importante sous-famille des Panicoïdées, nous étudierons en détail l'embryogenèse de cette espèce.

A partir de l'œuf, par segmentation transversale, se forme un embryon bicellulaire (fig. 1) ; la cellule basale se divise la première par une cloison horizontale (fig. 2 et 3) ; puis la cellule apicale, tournée vers le centre du sac

PLANCHE XXXII. — *Setaria verticillata* Beauv.

Les principales étapes du développement de l'embryon. — Gr. : 168 ; 59 pour 19, 20 et 21 ; 18 pour 22 et 23 (*pv.*, point végétatif de la tige).

embryonnaire, se partage à son tour par une cloison méridienne ; une tétrade en A_2 , formée de deux éléments supérieurs juxtaposés et de deux éléments inférieurs superposés m et ci (fig. 4 et 5), est ainsi obtenue ; m se segmente ensuite verticalement, tandis que ci se partage en 2 cellules superposées n et n' . Simultanément (fig. 6) ou presque (fig. 7, 8, 9), les 2 cellules supérieures, par cloisons méridiennes, engendrent quatre quadrants disposés autour de l'axe dans un plan horizontal (fig. 7, 8, 9) ; au terme de ces divisions, l'embryon peut être octocellulaire (fig. 6), mais le plus souvent m s'est déjà partagé à nouveau verticalement (fig. 7, 9) ; les cellules au niveau de l'étage ci se divisent rapidement et concourent à la formation d'un suspenseur qui, très tôt, implante l'embryon au sein de l'albumen (fig. 7, 8, 9) ; aussi ce suspenseur se trouve-t-il rapidement divisé en trois nouveaux étages n , o , p (fig. 10) que l'on peut identifier d'abord avec assez de précision (fig. 11 à 16), mais qui, chez les embryons âgés, se confondent (fig. 17, 18).

En principe, les quadrants se segmentent par des cloisons verticales ou légèrement obliques en huit cellules qui, à leur tour, se scindent transversalement, mais ce mode de division théorique n'est guère respecté. Cependant, si une certaine absence de régularité (fig. 10, 11, 12) marque les divisions ultérieures des cellules, issues de q , les limites des quatre quadrants originels restent longtemps identifiables (fig. 11 à 16).

L'étage m , d'abord formé de deux cellules juxtaposées, donne quatre cellules circumaxiales (fig. 9) qui, à leur tour, se séparent par parois verticales en un groupe de cellules centrales et une rangée circulaire d'éléments périphériques (fig. 10) ; des cloisons transversales subdivisent alors l'étage m en deux strates cellulaires (fig. 11 et 12) qui s'accroissent ensuite surtout en largeur par des divisions verticales (fig. 13 à 15), puis tardivement en hauteur par cloisonnements horizontaux (fig. 16 à 18).

Le passage du proembryon à l'embryon a lieu relativement tôt (fig. 12), quand le jeune sporophyte possède environ une soixantaine de cellules. Par contre, la formation d'un premier cran qui marque l'ébauche du coléoptile apparaît assez tardivement (fig. 16) ; cette ébauche se différencie aux dépens des cellules épidermiques de l'étage q (fig. 17, 18) ; de même, le côté végétatif de la tige (pvt) prend nettement naissance à partir de ce même étage.

m , pour sa part, engendre les initiales de l'écorce et du cylindre central, tandis qu'aux dépens de l'étage n se forment la coiffe et la coléorhize (fig. 18 à 23).

L'embryon croît alors intensément. La figure 18, redessinée en 19, à plus petite échelle, puis les schémas 19 à 21, et 22 et 23, représentés à un grossissement plus faible, permettent de s'en rendre compte, mais, dès la figure 18, les principaux centres de croissance de l'embryon adulte sont mis en place et la suite du développement, dès lors facile à suivre, répond aux critères de l'organogenèse.

En résumé, l'étage q , issu de la cellule apicale ca , donne naissance au scutellum — que provisoirement nous identifions à la partie cotylée

(voir p. 581), — au coléoptile, ainsi qu'au point végétatif. L'étage *m* engendre la partie hypocotylée (*phy*), d'une part, les initiales du cylindre central et de l'écorce au sommet radiculaire, d'autre part. Aux dépens de *n* se forment la coiffe et la coléorhize ; le suspenseur provient à la fois de *n*, *o* et *p*.

Par ailleurs, les observations de M. NISHIMURA sur l'embryon de *Setaria italica* Beauv. n'ont trait qu'aux phénomènes morphologiques de la germi-

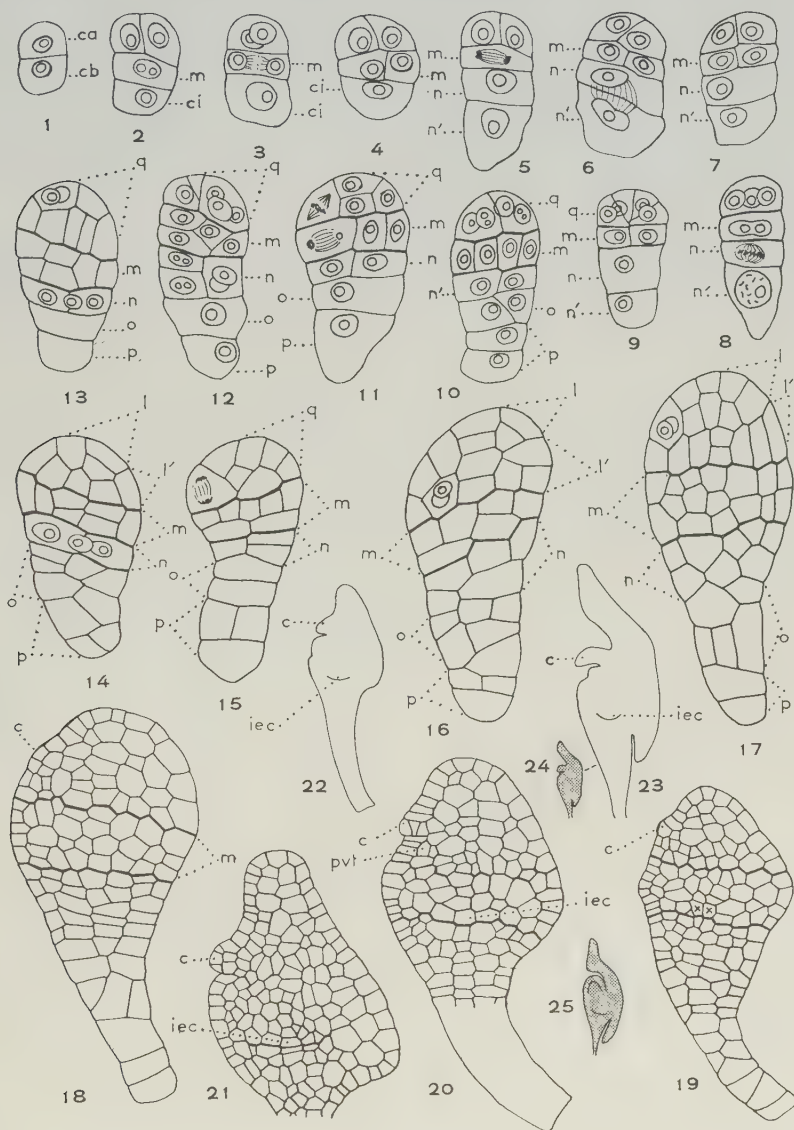


PLANCHE XXXIII. — *Digitaria sanguinalis* Scop.

Embryogénie. — Gr. : 224 ; 179 pour 18 ; 117 pour 19, 20 et 21 ; 69 pour 22 et 23 ; 18 pour 24 et 25.

nation (119). Par contre, le travail de S. NARAYANASWAMI sur cette même espèce (117) confirme nos propres travaux en ce qui concerne les tout premiers stades embryonnaires.

GENRE *Digitaria*. — On peut suivre sur la planche XXXIII les diverses étapes du développement de l'embryon chez le *Digitaria sanguinalis* Scop. Aucune particularité majeure ne sépare ce développement de celui que nous avons observé chez le *Setaria verticillata*. L'étage *q* paraît longtemps relativement réduit, en raison du volume pris, dès le début de l'embryogenèse, par le suspenseur. Les octants ne sont pas disposés en étages bien délimités ; aussi le partage de *q* en deux étages *l* et *l'* (fig. 14, 16, 17) est-il assez conventionnel : mais l'apparition de l'émergence cellulaire qui marque le début de différenciation du coléoptile (fig. 18 et 19) se fait, sans aucun doute possible, aux dépens de l'étage *q*.

Grâce à la longueur atteinte par le suspenseur à la fin du développement embryonnaire (fig. 22, 23), l'embryon se trouve placé au centre du massif formé par l'albumen. Les figures 21 à 25 permettent de se rendre compte des dernières étapes de l'organogenèse.

GENRE *Paspalum*. — L'embryogénie du *Paspalum dilatatum* Poir. a fait l'objet d'un travail relativement récent (1944) de H. BENNET (17), et quelques-unes des figures qu'il a données ont été reprises par C. WARDLAW dans son chapitre sur l'embryogénie des Graminées (198). H. BENNET n'a visiblement pas su analyser la filiation cellulaire, tant dans les stades jeunes, mal observés, que dans les stades âgés représentés par des coupes non axiales. Malgré tout, les représentations de H. BENNET, même maladroites, permettent d'assurer que l'embryogénie du *Paspalum dilatatum* est conforme, au moins dans les grandes lignes, à celle qui a été décrite pour le *Setaria verticillata*. Le travail de E. BASHAW et E. HOIT (1958) (14), relatif à la même espèce, n'apporte aucune donnée embryogénique nouvelle. S. NARAYANASWAMI (1954) (117), pour sa part, a suivi avec rigueur les premiers temps de l'embryogenèse chez le *Paspalum scrobiculatum* L.

Ils sont absolument comparables à ceux que nous avons nous-mêmes observés chez les genres *Setaria* et *Digitaria*.

GENRE *Panicum*, *Pennisetum*, *Echinochloa*. — S. NARAYANASWAMI s'est également attaché à connaître le développement de l'embryon chez plusieurs « indian millets ». C'est ainsi que les *Panicum miliare* Lamk et *miliaceum* L., le *Pennisetum typhoideum* Rich., l'*Echinochloa frumentacea* Link. ont fait l'objet de ses investigations (117). L'auteur conclut que l'embryogenèse, chez ces espèces, est conforme à celle que l'on s'accorde à reconnaître aux Graminées en général. En fait, les processus du développement y sont analogues à ceux que nous avons analysés pour le *Setaria verticillata*. Mais S. NARAYANASWAMI n'est pas parvenu à suivre la filiation des étages au-delà des premiers stades proembryonnaires. Les figures qu'il donne passent brutalement des stades très jeunes aux stades adultes, si bien qu'on ne sait rien de l'origine et du développement du coléoptile.

E. — SOUS-FAMILLE DES ANDROPOGONOIDÉES

1. — Tribu des Andropogonées.

Sous=tribu des Saccharinées.

GENRE *Saccharum*. — Le *Saccharum officinarum* L. se prête mal à une étude embryogénique. La Canne à sucre est exclusivement reproduite par voie végétative à partir des « flèches » ; de fait, peu de graines viennent à maturité. Le rendement des préparations microscopiques, en raison des nombreux avortements, est mauvais ; il convient de multiplier les coupes. Malgré ces difficultés, E. ARTSCHWAGER, E. BRANDS et R. STARRET (6), utilisant les quelques stades qu'ils ont observés chez les variétés US 1694 et US 875, concluent que « les premiers temps du développement de l'embryon ne diffèrent pas de ceux des autres Graminées ». Nous pouvons même préciser, d'après les figures données, que ce développement est comparable à celui que nous avons décrit chez les Panicoidées.

Sous=tribu des Sorghinées.

GENRE *Sorghum*. — Les observations que nous avons faites sur le *Sorghum halepense* Pers., et dont quelques-unes seulement ont donné lieu à des figures que nous avons groupées dans la planche XXXIV (fig. 1 à 6),

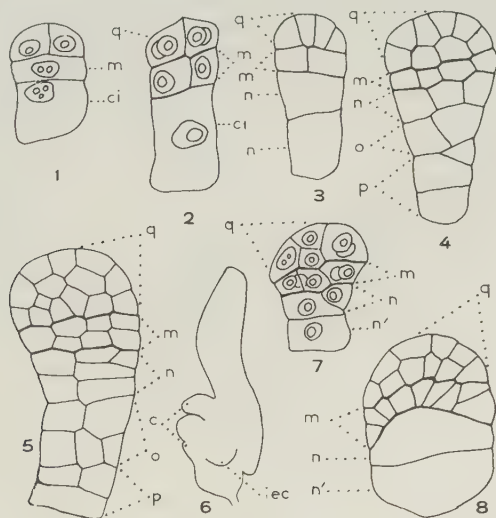


PLANCHE XXXIV.

FIG. 1 à 6 : *Sorghum halepense* Pers. Gr. : 224 ; 46 en 6.

Fig. 7 et 8 : *Zea Mays* L. Gr. : 149.

nous permettent d'affirmer que le développement chez les Sorghinées est analogue à celui que nous avons décrit chez les autres Panicoïdées ; on notera ainsi la nette prédominance de *ci* dès le stade de la figure 2.

2. — Tribu des Maïdées.

GENRE *Coix*. — La planche XXXV retrace le développement de l'embryon chez le *Coix Lacryma-Jobi* L.

Ce développement, dans ses grandes lignes, est conforme à celui que nous avons indiqué pour les précédentes espèces de Panicoïdées. On remarque, toutefois, des irrégularités au niveau des blastomères issus de la cellule inférieure de la tétrade : les deux éléments *n* et *n'* sont généralement de dimensions inégales et, au lieu d'être séparés par une paroi horizontale (fig. 9 et 10), s'isolent à l'aide d'une paroi oblique (fig. 4, 5, 6, 7, 8). Quoi qu'il en soit, ces éléments concourent à la formation du suspenseur et ces particularités de la segmentation n'ont aucune conséquence sur la suite du développement de l'embryon.

D'autre part, les derniers stades de l'embryogenèse sont remarquables chez cette espèce (fig. 16 à 22), car la « germination intraséminale » y est très prononcée. Le scutellum prend une grande extension ; il apparaît, à partir des faisceaux scutellaires originels, de nombreuses ramifications, notamment des faisceaux vasculaires allant irriguer la partie basale du scutellum ; de même, il se développe de deux à quatre racines adventives, en avant de la première racine, et toutes superposées sur la face antérieure de l'embryon (fig. 20, 21 et 22).

Cet état avancé du développement séminal est favorisé par la croissance du caryopse dans l'utricule. Tout dernièrement, H. JACQUES-FÉLIX (90) a montré que, lorsqu'on sectionne, après pollinisation, la partie supérieure de l'utricule sans endommager le caryopse, l'embryon se forme normalement, mais que son développement n'atteint pas le stade pluriradiculaire.

GENRE *Zea*. — L. RANDOLPH a fait, en 1936, une étude particulièrement minutieuse des principaux stades de l'embryogenèse chez le *Zea Mays* L. (136). Le développement y est comparable à celui que nous avons décrit chez le *Coix Lacryma-Jobi*. Mais, ici, les irrégularités que nous avons rencontrées dans cette dernière espèce sont encore accrues. C'est ainsi que la cloison souvent oblique qui partage les blastomères *n* et *n'* est parfois nettement verticale chez le *Zea Mays*. Il en résulte que la filiation des cellules engendrées par la cellule inférieure de la tétrade est particulièrement délicate, voire impossible à suivre. De même, nous avons eu l'occasion d'observer, comme nos devanciers, que les éléments supérieurs et intermédiaire de la tétrade ont souvent donné naissance à deux véritables étages cellulaires, *q* et *m*, alors que les blastomères issus de la cellule inférieure sont encore indivis (fig. 8, Pl. XXXIV). Comme le remarque justement

C. WARDLAW (198), les espèces les plus modifiées par la culture ont des caractères embryogéniques beaucoup moins nets ; ceci est particulièrement marqué chez le Maïs ; d'une façon générale, les formes embryon-

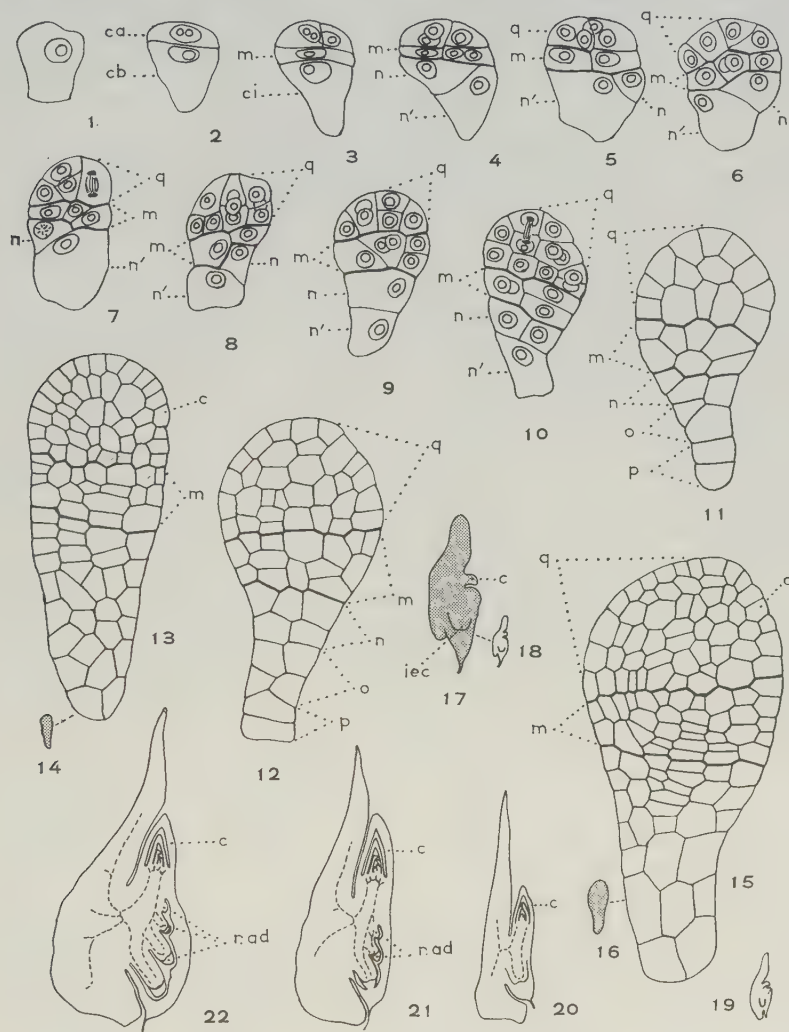


PLANCHE XXXV. — *Coix Lacryma-Jobi* L.

Les principales étapes du développement de l'embryon.

r. ad., racine adventive. — Gr. : 168 ; 146 en 15 ; 40 en 14, 16, 17 ; 13,5 en 18, 19, 20, 21 et 22.

naires attestant que le développement ancestral a dû être normal (fig. 7, Pl. XXXIV) sont rarement observées.

Une autre difficulté expérimentale vient de ce que les blastomères composant l'embryon ont de grandes dimensions ; même en augmentant

l'épaisseur des coupes, celles-ci se trouvent sur plusieurs préparations successives ; la filiation cellulaire n'en est que plus délicate à suivre.

Aussi n'est-il pas étonnant que L. RANDOLPH, malgré la rigueur et la précision de son travail, ait finalement conclu que le développement embryonnaire chez le *Zea Mays* ne suivait pas de règle précise.

III. — LES CARACTÈRES EMBRYOGÉNIQUES CHEZ LES GRAMINÉES

Dans le précédent chapitre, nous avons rapporté les données relatives au développement de l'embryon chez cinquante-neuf espèces correspondant à quarante-deux genres.

Un fait majeur s'impose d'emblée : toutes les espèces étudiées obéissent aux mêmes lois embryogéniques.

Par deux bipartitions consécutives, il s'édifie chez les Graminées une tétrade en T de la catégorie A_2 ; deux nouvelles bipartitions des éléments ainsi formés conduisent successivement au stade des quadrants, puis à un proembryon à seize cellules, partagé en six étages l , l' (issus de q), m , n , o , p .

Ce proembryon est comparable à celui que l'on rencontre chez les Liliacées et beaucoup de Dicotylédones (par exemple, chez les Polygonacées, les Renonculacées, les Composées).

En fait, la forme proembryonnaire théorique à seize cellules est rarement réalisée ; la loi des nombres n'est suivie que d'assez loin chez les Graminées et les segmentations au sein des différents étages sont en avance ou en retard les unes par rapport aux autres. De même, les directions des divisions dans les quatre cellules circumaxiales supérieures du proembryon octocellulaire peuvent être transversales, verticales ou obliques, de sorte que cette région supérieure, q , peut ne pas se partager, dans tous les cas, en deux étages nets, l et l' .

La suite du développement montre que l'étage q , ou les deux étages l et l' qui en dérivent, donne naissance au scutellum que provisoirement (voir chap. V, p. 581) nous assimilons à la partie cotylée (pco) ; ce même étage engendre également le coléoptile et le point végétatif ; plus précisément, quand il existe deux étages bien distincts, la lèvre supérieure du coléoptile se forme à partir de la région inférieure de l'étage l , et le point végétatif proprement dit se construit à partir des éléments de l'étage l' .

De l'étage m proviennent la partie hypocotylée (phy), d'une part, et, d'autre part, les initiales du cylindre central et de l'écorce au sommet radiculaire.

L'étage n engendre la coiffe, la coléorhize et l'épiblaste quand cette formation est présente.

Les étages o et p , composés d'éléments qui se multiplient plus ou moins suivant les espèces, concourent à former la portion la plus inférieure du pro-

embryon, celle qui correspond au suspenseur ; les limites des trois étages *n*, *o*, *p* ne demeurent d'ailleurs pas toujours bien distinctes aux derniers stades du développement.

En résumé, considérant les destinées des cellules apicale et basale du proembryon bicellulaire, on peut traduire les résultats précédents par les deux formules suivantes :

$$\begin{aligned} ca &= pco + pot \\ cb &= phy + icc + iec + co + s \end{aligned}$$

Les Graminées appartiennent ainsi à la première période de la classification périodique où les deux premières cellules de l'œuf prennent part à la construction de l'embryon ; ils se rangent dans la série A, caractérisée par une tétrade en A_1 ou A_2 , et dans le mégarchétype II, où la cellule basale engendre la partie hypocotylée (*phy*), les initiales du cylindre central (*icc*) et de l'écorce (*iec*) de la racine, la coiffe (*co*) et le suspenseur (*s*), tandis que la cellule apicale donne naissance aux cotylédons (*pco*) et au point végétatif de la tige (*pot*). Rappelons que jusqu'à nos propres recherches (68), les Graminées ont été considérées comme appartenant au mégarchétype I dans lequel la cellule apicale ne fournit que la partie cotylée (voir p. 502).

Quant à la durée du développement, de la formation de la cellule œuf à celle de l'embryon adulte, elle n'excède pas, en général, dix à douze jours, ainsi que l'ont montré de nombreux travaux, notamment ceux de H. BENNET (17), Y. NOGUCHI (123), L. RANDOLPH (136), L. STREETMANN et N. WRIGHT (181).

*
* *

Le développement de l'embryon chez les Graminées traduit une indéniable évolution, en particulier par rapport à celui des Liliacées, famille dont les lois de l'embryogénie sont les plus comparables ; la suite des segmentations y est identique (voir chap. IV) jusqu'à la quatrième génération au moins, mais les destinées finales diffèrent ; c'est ainsi que, chez les Liliacées, la cellule apicale n'engendre que la partie cotylée (Mégarchétype I).

Mais quel critère, au juste, nous permet de juger du degré d'évolution d'un embryon végétal ? C'est R. SOUÈGES (170) qui, le premier, a considéré la concentration plus ou moins accentuée des potentialités constructives dans la région du pôle germinatif comme une des expressions essentielles de l'évolution générale.

« Étant donné que l'œuf et le proembryon qui en dérive constituent un système polarisé présentant un pôle supérieur ou germinatif et un pôle inférieur ou végétatif, il se produit, avec les progrès de la différenciation, sous les effets des forces présidant à la condensation du développement, une différence de plus en plus marquée de potentiel entre les deux pôles. Au pôle germinatif s'accumulent de manière de plus en plus dense les

potentialités constructives ou de division, tandis que les potentialités de sécrétion se répartissent, de manière de plus en plus exclusive, au pôle végétatif. »

Ainsi, la répartition des potentialités dans les blastomères successifs, notamment dans les éléments *ca* et *cb* du proembryon bicellulaire, traduit les progrès de la différenciation, indique le degré d'évolution d'un embryon végétal.

Le développement embryonnaire des Graminées où la cellule apicale donne à la fois le cotylédon et le point végétatif est, à ce titre, plus évolué que celui que l'on rencontre le plus généralement chez les Monocotylédones, puisque les Liliacées et les plantes affines en constituent le groupe le plus important.

* * *

Une autre donnée fondamentale de l'embryogenèse des Graminées — donnée qui n'apparaît pas dans la formule exprimant les potentialités des deux premiers blastomères — se traduit par la singularité du développement embryonnaire considéré dans son ensemble, pour laquelle, d'ailleurs, on doit parler plus de caractères embryologiques que de caractères embryogéniques.

D'une part, le développement intraséminale de l'embryon est souvent poussé très loin : il se traduit, entre autres caractères, par l'allongement du premier entre-nœud de la future plantule (Panicacées) ou par l'apparition de racines adventives (*Coix*, *Ehrharta*) ; nous reviendrons, dans le chapitre V, sur ces particularités.

D'autre part, très rapidement, dès le début de l'embryogenèse, l'embryon est rejeté par l'albumen le long du tégument séminale. A n'en pas douter, cette position anormale retentit sur le développement ultérieur de l'embryon et conditionne notamment les particularités de la région de l'embryon en contact avec l'albumen. Si la structure particulière du scutellum est due, comme on peut le penser, à cette circonstance, les homologies de cet organe avec les différentes parties des embryons des autres Monocotylédones ne seront que plus difficiles à saisir (chap. V). Le scutellum, dont le rôle sera digestif au moment de la germination, aurait au début un rôle de protection. Il éviterait au jeune embryon d'être écrasé par l'albumen. Ce dernier, chez les Graminées, est, en effet, remarquable par son caractère envahissant. C'est sans doute par la pression qu'il exerce sur le tégument séminale qu'il provoque la soudure de ce dernier avec le péricarpe ; bien plus, dans certains cas de xénie, cette pression est telle qu'elle peut provoquer l'éclatement du caryopse (54).

Aussi, bien qu'on ne puisse pas en estimer exactement les conséquences, on doit souligner les conditions très spéciales dans lesquelles se développe l'embryon des Graminées.

* * *

Mais le caractère le plus saillant de l'embryogénie chez les Graminées reste son homogénéité ; il convient de s'y arrêter plus en détail.

Il est remarquable qu'un groupe végétal si important, une famille dont la répartition géographique est aussi vaste soit régie par le même ensemble de lois précises. C'est aussi une déception pour l'embryogéniste qui aurait pu espérer observer des différences lui permettant de classer de façon rigoureuse un ensemble dont la structure uniforme se prête si peu à l'établissement de divisions systématiques.

Des particularités secondaires dans le développement de l'embryon peuvent assurément être observées ici ou là : par exemple, la disposition en tétraèdre des quadrants chez le *Dactylis glomerata*, alors que ces derniers sont généralement placés côte à côte dans un même plan ; ou encore l'individualisation tardive des étages *l* et *l'* chez les *Triticum*.

Mais ces particularités, en dehors de leur portée limitée, sont, en elles-mêmes, délicates à saisir ; elles nécessitent la connaissance précise de nombreux stades du développement de l'embryon et, par suite, demandent un travail expérimental disproportionné avec les résultats systématiques, toujours restreints, qu'on pourrait en attendre. L'embryogénie ne se révèle pas à cet égard — dans le cas des Graminées s'entend — un outil approprié.

Cependant, on pourra tenir compte des caractères de l'embryon adulte, notamment de ceux qui ont trait à la nature des faisceaux vasculaires, à la disposition et à la structure des feuilles de la gemmule, à la forme du scutellum. Ph. VAN TIEGHEM (188), le premier, puis M. YAKOVLEV (206) et J. REEDER (141), récemment, ont, en se basant sur de tels caractères, fourni des critères dont la valeur systématique s'est révélée particulièrement importante. Ainsi, J. REEDER, combinant les quatre caractères suivants : course du système vasculaire (Graminées Plagiodesmes ou Prénodesmes), présence ou absence d'un épiblaste, base du scutellum soudée au suspenseur ou libre (« talon »), disposition des feuilles dans la gemmule, distingue six types d'embryons : les types eu-festucoïdes, eu-panicoïdes, chloridoïdes, éragrostoïdes, bambusoïdes, oryzoïdes-olyroïdes et arondinoïdes-danthonioides. Ces données relatives à l'embryon adulte ont, d'autre part, l'avantage d'être faciles à étudier ; aussi, en raison de leur intérêt, les systématiciens modernes les utilisent-ils constamment.

Mais, comme nous l'avons souligné dès le chapitre I^{er} (voir p. 503) et observé dans les diverses descriptions du précédent chapitre, les phénomènes de morphogénèse qui sont postérieurs à l'apparition du coléoptile sont essentiellement régis par des mécanismes d'organogénèse ; ce sont les corrélations hormonales, nutritionnelles ou autres, qui modèlent, dès lors, l'embryon. L'embryogénèse proprement dite, c'est-à-dire la répartition précise des potentialités constructives, de blastomères en blastomères, puis par étage cellulaire, cesse dès que les primordiums des divers organes ont été mis en place.

* * *

Cependant, l'étude précise de l'embryogenèse chez les Graminées permet de définir — bien que répondant aux mêmes lois du mégarché-type II — deux modes bien marqués de développement.

On distinguera un type festucoïde caractérisé principalement par :

— l'individualisation, généralement nette, d'octants inférieurs et supérieurs ; il en résulte la formation de deux étages *l* et *l'* ;

— l'apparition d'un sillon assez profond entre le coléoptile et le point végétatif proprement dit, avant même que ces deux formations n'aient commencé à se développer ;

— la forme le plus souvent allongée du corps de l'embryon et le faible développement du suspenseur dans les premières phases de l'embryogenèse.

Par opposition, le type Panicoïde se définira ainsi :

— très faible tendance à l'individualisation des octants : il s'ensuit que l'étage *q* est représenté par un massif cellulaire sans différenciation précise ;

— développement du coléoptile sans formation préalable d'un sillon ou échancrure sous-jacente ;

— forme massive du corps de l'embryon, ainsi qu'un rapide développement du suspenseur qui, dès la troisième génération, plante l'embryon au sein du massif (1) de l'albumen.

Aussi nettement définis, ces caractères correspondent aux groupes appelés, par les plus récents systématiciens, Festucoïdées vrais, Panicoïdées vrais. L'embryogénie confirme ainsi, d'une façon particulièrement précise, la valeur systématique de ces deux sous-familles, puisque leur individualité se révèle nettement dès les premiers stades de la vie du sporophyte.

Les autres groupes de Graminées, définis de nos jours, seraient les témoins de ce que l'évolution n'a pas trouvé d'emblée ses deux voies majeures, l'une adaptée surtout aux régions froides, et l'autre, aux régions chaudes de la terre ; ils présentent un mélange plus ou moins marqué des caractères panicoïdes et festucoïdes, ce que révèle l'organographie de l'épillet, la nature de l'épiderme, la formation de l'assise pilifère, l'aspect et le nombre des chromosomes (7), la structure embryonnaire adulte (141), etc. A ce point de vue encore, l'embryogenèse confirme les autres données de la morphologie et de l'anatomie.

Ainsi le groupe des Éragrostoidées-Chloridoïdées, maintenant reconnu par tous les systématiciens, mais dont les différentes sections étaient jadis réparties chez les Festucoïdées (G. BENTHAM et J. HOOKER), a des caractères fortement panicoïdes mêlés à quelques traits festucoïdes. Il en

(1) Peu après, d'ailleurs, l'embryon au cours du développement sera repoussé contre la paroi séminale : l'embryon devient extraire.

est de même au niveau de l'embryon ; le troisième des caractères panicoides, tels que nous les avons définis pour l'embryon, présente ici peu de netteté : si quelques espèces possèdent dès les premiers temps de l'organogénèse un suspenseur fortement allongé (*Eragrostis pilosa*, Pl. XXVII ; *Eleusine coracana*, Pl. XXVIII), d'autres espèces rappellent, par le faible développement de cet organe, les Festucoïdes (*Sporobolus tenacissimus*, Pl. XXIX ; *Chloris submutica*, Pl. XXX). L'étude que nous avons faite de l'embryogénèse chez le *Tragus racemosus* (Pl. XXXI) conduit aussi à placer les Lappaginées dans ce groupe, ainsi que le font, d'ailleurs, plusieurs systématiciens contemporains. Inversement, nos observations sur le *Beckmannia erucaeformis* (Pl. IX), espèce jadis classée dans les Chloridées, confirment sa position systématique parmi les Festucoïdées.

Des données embryogéniques précises nous manquent actuellement sur les sous-familles des Oryzoïdées-Olyroïdées (Pharoidées de H. PRAT) et des Bambusoïdées. Nous n'avons pas pu, faute de matériel, étudier d'espèces de ces dernières. Quant aux Oryzoïdées-Olyroïdées, il convient d'attendre la publication des travaux de M^{lle} Y. VEYRET. Malgré tout, les quelques images que nous avons observées chez l'*Oryza sativa*, et les principaux stades du développement embryonnaire que nous avons décrits chez l'*Ehrharta calycina*, montreraient une parenté des Oryzées avec les Ehrhartées. Cette vue concorde avec celles de H. JACQUES-FÉLIX et de F. STEBBINS qui rapprochent les deux ordres, mais s'oppose à celles de T. TATEOKA et L. PARODI qui placent les Ehrhartées près des Arondoidées-Phragmitoidées.

Une fois considérés les cinq grands groupes précédents, il reste encore un certain nombre de tribus qui ne rentrent nettement dans aucun d'entre eux. La plupart sont maintenant généralement réunis en une sous-famille dite des Arondoidées (T. TATEOKA) ou des Phragmitoidées (L. Parodi), ou encore des Phragmitiformes (H. PRAT), groupant les Arondinées, les Danthoniées, les Arondinellées et les Aristidées.

T. TATEOKA lui donne encore une extension plus grande en y joignant les Nardées, Mélicées, Glycériées, Ehrhartées...

L'étude du développement de l'embryon chez le *Glyceria fluitans* (Pl. XI) et chez le *Melica nutans* (Pl. X) établit les caractères nettement festucoïdes de ces espèces ; de même, nos observations relatives à l'embryogénèse chez le *Nardus stricta* (Pl. XXVI) indiquent une prédominance des caractères festucoïdes, bien que l'épiderme chez cette plante appartienne au type chloridoïde, comme l'a montré H. PRAT (133) ; nos travaux renforcent ainsi les opinions de F. STEBBINS et de R. PILGER, qui classent les *Nardus* dans les Festucoïdées.

Par contre, nos travaux sur le *Danthonia decumbens* (Pl. XX) soulignent une tendance nettement panicoïde des caractères de l'embryon. Ces caractères sont encore plus marqués chez le *Phragmites arundinacea* (Pl. XXI). L'embryogénie confirme à nouveau les idées des systématiciens les plus récents qui font un groupe à part de ces genres, autrefois classiquement inclus dans les Festucoïdées (ainsi les *Danthonia* au voisinage

des Avénées, les *Phragmites* dans les Festucées) ; la récente classification de R. PILGER, dont nous nous sommes servi pour présenter nos résultats, reflète d'ailleurs encore les anciennes conceptions.

* * *

Au terme de ce chapitre, on peut dire que l'étude précise du développement de l'embryon chez les Graminées n'apporte que peu de données nouvelles permettant d'améliorer les classifications de cette famille. La raison en est aux importants progrès qui ont été réalisés, ces dernières années, dans la systématique des Graminées. Plus que pour les autres familles du règne végétal, les botanistes ont, indépendamment des caractères morphologiques et anatomiques classiques, fait appel aux critères les plus variés, tels que la nature des substances de réserve [A. DE CUGNAC (51)], les structures de l'apex [BROWN (30)], de l'assise pilifère [REEDER (138)], du nucléole [BROWN (29)], de l'embryon adulte [REEDER (141)], l'allure des thermogrammes de germination [PRAT (135)], l'influence de l'isopropyl-n-phényl-carbamate (I. P. C.) sur cette dernière [W. MITCHELL (114), M. AL. AISH (3)], etc.

Le résultat est que les grandes lignes de la classification des Graminées sont actuellement bien connues. Venant en 1962, notre étude embryogénique ne pouvait que confirmer les courants principaux de la systématique dans cette famille. Mais son apport à un dossier déjà bien garni n'en n'est pas pour autant négligeable. Il est certain que les indications tirées des tout premiers stades du développement ont une valeur beaucoup plus générale que bien des caractères modernes qui ont été utilisés. L'embryogénie donne, en quelque sorte, à ces caractères qui se sont déjà révélés si féconds, une consécration nouvelle.

IV. — EMBRYOGÉNIE ET RAPPORT DES GRAMINÉES AVEC LES AUTRES MONOCOTYLÉDONES

Les Graminées sont classiquement rapprochées des Commélinales, des Cypéales et des Palmales.

Le port de plantes plus ou moins herbacées, à tiges noueuses et à feuilles engainantes, est commun aux Graminées, aux Commélinacées et aux Rétionacées ; ainsi, le *Centothea lappacea*, qui est une Graminée de la sous-famille des Festucoidées, ressemble-t-il beaucoup à une Commélinacée (L. EMBERGER).

L'apparence morphologique, en particulier la raideur du port due à la présence d'incrustations de silice dans les cellules épidermiques, rapproche plus particulièrement les Graminées des Cypéacées.

Certains Palmiers et les Graminées se ressemblent aussi par leur corps végétatif articulé et un type comparable de feuille. Le *Setaria Chevalieri*, par exemple, est une Panicacée dont les larges feuilles se déchirent en lacinies à la façon d'une jeune feuille de Palmier.

On retrouve également de frappantes analogies au niveau de l'appareil floral chez ces diverses familles. Les Commélinacées rappellent les Graminées par leur périanthe, qui tend à se réduire. Les Palmiers (*Raphia*) présentent des structures qui permettent d'interpréter l'épillet des Graminées comme l'inflorescence réduite et contractée d'une Palmale (58), fait auquel on doit joindre la présence d'une spathe chez certaines Graminées (*Lygeum*, *Bambusa*, *Andropogon*), et d'une corolle glumacée chez quelques Palmiers. Les Cypéracées et les Graminées sont, d'autre part, souvent réunies dans un ordre des Glumales (18) en raison de leur inflorescence en épillet, accompagnée de bractées écailleuses ou glumes.

Toutes ces familles, à l'exception des Palmiers, ont en commun un albumen farineux, mais l'embryon est latéral chez les Commélinales et les Graminées, alors qu'il est central chez les Cypéales.

Enfin, les Graminées ont un mode de germination comparable à celui d'un certain nombre de Palmiers, et leur pollen, comme chez les Xyridacées et les Ériocaulacées, est souvent trinué.

D'un autre côté, les Graminées ont souvent été rapprochées des Liliales et, par les premiers auteurs qui les étudièrent, généralement confondues avec les Joncacées. Aujourd'hui encore, elles sont souvent réunies aux Joncacées et aux Cypéracées dans le groupe des Glumifores (J. HUTCHINSON).

Le plan floral des Bambusoïdées primitives, avec 6 étamines, 3 glumellules et 3 stigmates, est, en effet, comparable au diagramme type des Monocotylédones réalisé chez les Liliacées ou les Joncacées; cette dernière famille, dont on peut dire, en résumé, qu'elle rassemble des « Liliacées » à port de Graminées, pourrait réaliser la transition entre les deux groupes.

Ajoutons que les Graminées ont des réactions sérologiques positives avec les Commélinacées, déjà moins nettes avec les Cypéracées, les Liliacées, les Joncacées, faibles avec les Alismacées et les Aracées, négatives avec les Amaryllidacées et les Broméliacées [E. WORSECK (204)].

* * *

La solution idéale pour résoudre ces problèmes de parenté serait de disposer de documents paléontologiques suffisants. Malheureusement, il n'en n'est rien, et il semble même qu'on ne découvrira jamais les formes de transition représentées, à l'origine, par un nombre trop faible d'individus. « Inéluctablement, les genèses nous échappent et un groupe fossile ne peut entrer dans le champ de notre perception que lorsqu'il a atteint un certain développement, une certaine expansion » (131).

Aussi doit-on s'appuyer uniquement sur les caractères du matériel actuel. Parmi eux, ceux tirés de l'embryogénie semblent particulièrement

précieux. « Faisant ressortir les homologues, c'est-à-dire les vrais rapports d'origine, ils font connaître les véritables parentés, la véritable dépendance phylogénétique des groupes, conformément au parallélisme de l'ontogénie et de la phylogénie » (172). Ce n'est toutefois qu'un instrument de travail parmi d'autres, un « indicateur de la phylogénie » qui doit être manié avec souplesse et discernement.

Par exemple, il est bien certain que l'identité de la tétrade chez deux groupes n'impose pas formellement leur parenté ou filiation. La tétrade est une structure trop simple (trois cloisons cellulaires assujetties d'ailleurs à certaines lois de formation) pour ne pas pouvoir être réalisée concurremment, de façon analogue, par des phylums éloignés ; ce serait affirmer, pour prendre une image, que toutes les pièces de 5 francs qui, lancées en l'air, tomberaient sur la face pile sont de même nature que toutes les monnaies de 2 francs qui, jetées de la même façon, retomberaient sur le côté pile !

C'est pourquoi il nous a paru indispensable, pour mieux situer les Graminées, de nous pencher sur l'embryogénie des familles dont elles ont été, à divers degrés, rapprochées.

Le travail était déjà fait pour les Liliacées [R. SOUÈGES (160, 164, 165, 167), P. CRÉTÉ (47, 48, 49), H. VON GUTTENBERG (72, 73), SULBHA (182)], les Commélinacées [R. SOUÈGES (173, 174), S. MAHESHWARI (107)], les Joncacées [R. SOUÈGES (161, 169)] ; nous en résumerons brièvement les résultats. Il nous appartenait d'apporter les premières données pour les familles des Cypéracées et des Palmiers.

A. — EMBRYOGÉNIE DES LILIACÉES, DES COMMÉLINACÉES ET DES JONCACÉES

Le proembryon des *Liliacées* se développe comme celui des Graminées, mais, dans l'ensemble, avec plus de régularité, ne serait-ce que par l'individualisation plus nette des quadrants et des octants. Les différences apparaissent lorsque le proembryon, perdant la symétrie axiale, devient un embryon proprement dit : l'étage *q* tout entier donne le cotylédon, tandis que l'ébauche du point végétatif apparaît en *m* au lieu de prendre naissance au niveau des octants inférieurs.

La formation des initiales au sommet radiculaire est également différente. Ainsi, chez le *Muscari comosum* Mill., la cellule *n* du proembryon se divise d'abord horizontalement, puis les deux éléments ainsi formés produisent, par identification de parois verticales méridiennes, quatre cellules circumaxiales qui, en se cloisonnant à nouveau, longitudinalement, engendrent des éléments circumaxiaux et des éléments périphériques. Les premiers représentent les initiales de l'écorce de la racine ; les seconds entrent dans la construction des portions latérales de la coiffe. La cellule *o* produit à son tour quatre cellules circumaxiales ; tous les éléments auxquels elle

donne ensuite naissance contribuent à l'édification de la portion centrale de la coiffe. Aux dépens de l'élément p se constitue un court suspenseur.

Chez l'*Anthericum ramosum* L. (160, 167), la portion médiane de la coiffe provient de l'étage n et non de o ; les initiales de l'écorce de la racine tirent origine de m . Chez l'*Allium ursinum* L. (164, 167), il ne se forme pas de suspenseur, l'étage n' contribuant tout entier à la construction de la coiffe. Une différence plus profonde apparaît chez le *Gasteria verrucosa* Duval, où la tétrade est normalement linéaire, exceptionnellement régulière en T (48), mais, dès le stade des octants, la marche des divisions redevient identique ; chez l'*Iphigenia indica* Kunth, les deux types de tétrade coexistent (182).

En conclusion, on peut dire que « l'embryogénie des Liliacées apparaîtrait, à la lumière des exemples étudiés, comme très homogène » (47). Les différences entre genres portent généralement sur le nombre des assises d'initiales de l'écorce au sommet radiculaire, sur la participation plus ou moins grande de l'étage n à l'édification de la coiffe, sur la présence ou l'absence d'un suspenseur. Toutes les espèces analysées se classent ainsi dans le mégarchétypé I, défini par la formule suivante :

$$cb = pvt + phy + icc + iec + co + s$$

Les Commélinacées, dont deux exemples ont été étudiés récemment par R. SOUÈGES et un troisième par S. MAHESHWARI et B. BALDEV, se rapportent aussi au même type embryonomique, mais la première cloison apparue dans la cellule basale du proembryon bicellulaire est verticale : la tétrade est dite en A_1 , ce qui classe les Commélinacées dans les Proarchétypes (voir p. 500) ; par suite, il n'y a pas séparation d'étages au niveau de cb , mais formation de secteurs ; c'est ainsi que, au sujet du *Rhæo discolor* Hance (174), on a proposé le tableau récapitulatif suivant en ce qui concerne le comportement de la cellule basale :

$$cb \text{ qui engendre } \left\{ \begin{array}{l} m \text{ qui engendre } pvt + phy \text{ (partie latérale)} \\ n \text{ qui engendre } phy \text{ (autre partie latérale supérieure + } icc) \\ ci \left\{ \begin{array}{l} n' \left\{ \begin{array}{l} \text{qui engendre } phy \text{ (autre partie latérale inférieure + } iec) \\ p \text{ qui engendre } co \end{array} \right. \end{array} \right. \end{array} \right.$$

Les données embryogéniques précises nous manquent sur les autres familles généralement rattachées aux Commélinales : Mayacacées, Xyridacées, Eriocaulacées, Centrolépidacées, Restionacées (1). On notera cependant que la tétrade est en A_1 chez l'*Eriocaulon septangulare*, d'après R. W. SMITH (159), en A_1 également chez le *Xyris indica*, d'après S. WEINZIEHER (201).

Les Joncacées ont fait l'objet de recherches minutieuses de R. SOUÈGES. Les lois qui président au développement embryonnaire sont ici très diffé-

(1) J. HUTCHINSON rattache les Restionacées aux Cypéales.

rentes ; en particulier, il n'apparaît pas véritablement de quadrants, et comme *cb* ne donne que le suspenseur, la coiffe et les initiales de l'écorce au sommet radiculaire, les Joncacées se rangent dans le mégarchétype IV qui répond à la formule :

$$cb = iec + co + s$$

Nous avons retrouvé un développement analogue chez les Cypéracées ; nous le décrivons en détail au paragraphe les concernant.

Quant aux petites familles des Flagellariacées et des Thurniacées, elles apparaissent suffisamment proches des Joncacées pour qu'on les réunisse habituellement dans l'ordre des Joncales, mais nous ne possédons aucune donnée embryogénique valable à leur sujet.

B. — EMBRYOGÉNIE DES CYPÉRACÉES

L'embryogénie des Cypéracées fut ébauchée en 1861 par W. HOFMEISTER (84) ; cet auteur donne quelques figures relatives aux *Carex panicea*, *C. arenaria*, *C. trinervis*, *C. Cray* ; il précise la forme, ainsi que l'emplacement dans la graine, de l'embryon adulte. En 1932, Margarete SCHNEIDER (158) s'est attachée à la description minutieuse des formes post-embryonnaires, dont elle distingue trois catégories : les types *Carex*, *Cyperus* et *Scirpus*.

Plus récemment (1947), H. GUTTENBERG et A. SEMLOW ont décrit quelques stades du développement chez le *Carex arenaria* et le *Cyperus ferox* (74). Leur étude précise, en ce qui concerne la formation du point végétatif de la tige et des initiales de la racine, ne peut prétendre donner la marche exacte des segmentations dans le proembryon.

Notre propre travail porte sur le *Cyperus vegetus* Wild. (67), dont nous avons pu décrire avec rigueur tous les stades du développement (Pl. XXXVI).

A partir du proembryon bicellulaire (fig. 2) issu de la cellule-œuf (fig. 1) se forme une tétrade en A_2 (fig. 3). Tandis que la cellule inférieure, *ci*, se divise en deux cellules *n* et *n'*, amorce du suspenseur (fig. 4 et 5), la cellule intermédiaire, *m*, se cloisonne peu après (fig. 5) ou conjointement (fig. 6) en deux cellules et les deux éléments supérieurs juxtaposés de la tétrade se séparent par des cloisons méridiennes pour donner quatre quadrants circumaxiaux (fig. 5 et 6) ; ces derniers se cloisonnent tangentiellement et séparent d'emblée les quatre cellules du dermatogène (fig. 7 et 8). Ainsi, il ne se forme pas d'octants ; néanmoins, après apparition des premières parois radiales dans les quatre cellules du dermatogène et différenciation des premières cloisons transversales dans les quatre cellules intérieures (fig. 9, 10 et 11), l'étage *q* se montre divisé en deux nouveaux étages, *l* et *l'* (fig. 12 et 13, puis 14). *l* engendre la partie supérieure du cotylédon ; *l'* se divise en deux assises nettes (fig. 15) ; l'assise supérieure donne naissance à la partie basale du cotylédon, l'inférieure à l'hypocotyle et au cône végétatif (fig. 16 à

21); ce dernier croît alors rapidement, modifiant profondément la symétrie du proembryon, dont le suspenseur, long à ce moment d'environ six cellules, apparaît s'insérer latéralement. En même temps, le cône végétatif se trouve graduellement recouvert par les lèvres de la gaine cotylédonaire (fig. 22 à 26).

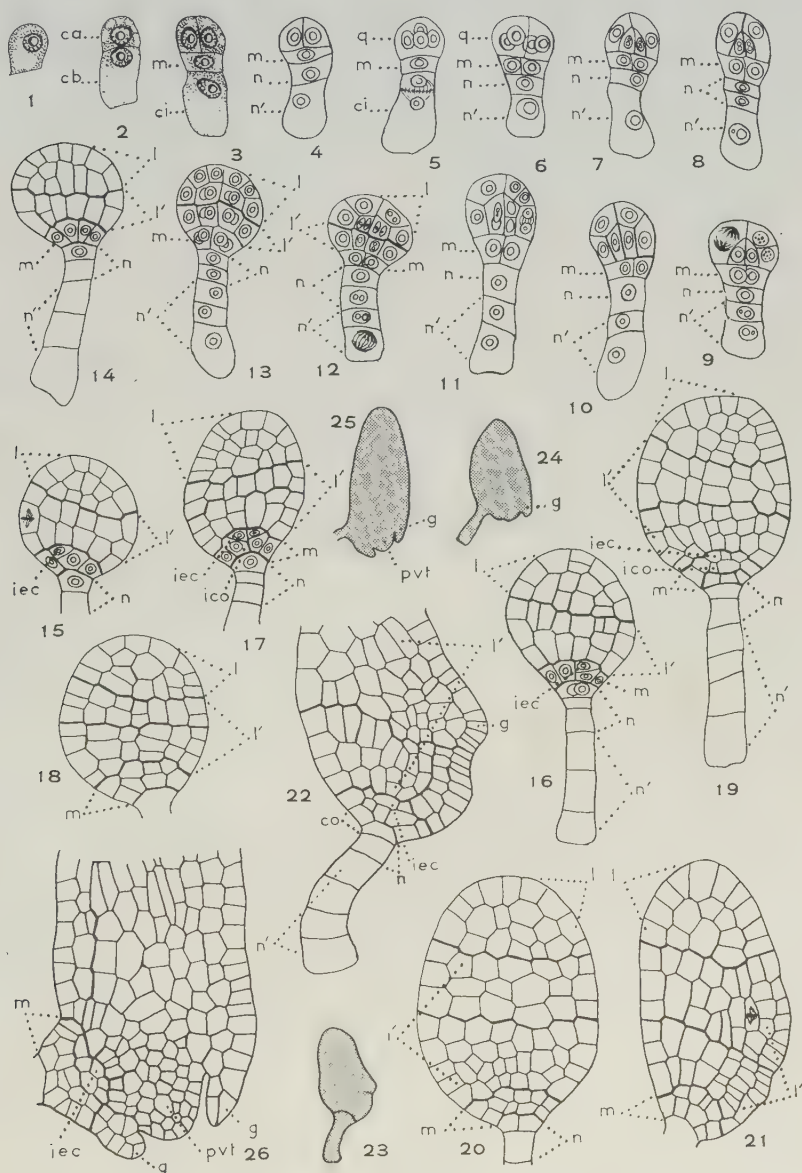


PLANCHE XXXVI. — *Cyperus vegetus* Willd.

Les principaux stades du développement de l'embryon.
g., gaine cotylédonaire. — Gr. : 224 ; 69 pour 23, 24, 25.

L'étage *m*, longtemps bicellulaire (fig. 6 à 12), donne quatre cellules circumaxiales (fig. 13) qui, se divisant tangentiellement, délimitent bientôt un cercle de cellules externes entourant quatre cellules médianes (fig. 14) ; ces dernières se segmentent transversalement (fig. 16 et 17) pour engendrer deux assises superposées : le groupe des quatre cellules supérieures représente les initiales de l'écorce ; le groupe des quatre cellules inférieures constitue les initiales de la coiffe (fig. 17). L'étage *n*, généralement limité à deux ou trois cellules superposées, n'intervient que pour donner la partie culminante de la coiffe (fig. 19, 20 et 22).

L'ensemble du développement est rapide, de l'ordre d'une dizaine de jours ; dans un même épillet voisinent les stades proembryonnaires et les embryons déjà bien différenciés.

*
* * *

Les lois embryogéniques qui président au développement du *Cyperus vegetus* Wild. sont ainsi semblables à celles qu'a définies R. SOUÈGES pour les Joncacées et les Typhacées (161, 163, 169).

Dans ce développement, il convient surtout de remarquer la différenciation extrêmement précoce du dermatogène puisque cet histogène s'individualise dès la formation des quadrants, avec pour corollaire l'absence d'octants. Cette particularité marquerait une « accélération génésique, dans la spécialisation des éléments proembryonnaires » (169) ; elle n'a été rencontrée au début que chez les Monocotylédones, mais, tout récemment (1961), un exemple a été observé chez les Dicotylédones dans la petite famille des Épacridacées (196). Nos connaissances en embryogénie générale sont encore trop fragmentaires pour tirer les conclusions de ce rapprochement, pourtant remarquable.

De même, l'embryogénie des autres Monocotylédones, en particulier celle des Arales (75, 175) et des Pandanales (37), n'est pas, à l'heure actuelle, assez bien connue pour préciser les rapports des Joncacées et des Cypéracées avec les Typhacées. La communauté d'un mode très particulier de développement embryonnaire ne peut cependant pas manquer d'être significative. D'ailleurs, Ph. VAN TIEGHEM ne plaçait-il pas les Typhacées dans l'alliance des Cypéales, écrivant des premières : « qu'elles se relient assez directement aux Cypéracées, notamment aux Caricées » (189) ? J. HUTCHINSON admet également que les Joncales et les Typhacées sont issues à un même niveau d'un tronc qui leur est commun (86).

L'embryogénie des Cypéracées est remarquable encore à un autre point de vue : les potentialités constructives se concentrent dans la cellule apicale issue de la première segmentation de l'œuf. C'est de *ca* que proviennent le cotylédon, le point végétatif de la tige, l'axe hypocotylé, les initiales du cylindre central au sommet radiculaire. C'est la marque, conformément aux idées de R. SOUÈGES et P. CRÉTÉ, d'une « adaptation plus avancée, d'un plus haut degré de perfection ». Le type embryonomique

défini pour les Joncacées, les Cypéracées et les Typhacées apparaît ainsi le plus évolué de ceux que l'on a rencontrés chez les Monocotylédones.

Nous poserons un dernier problème avant de clore ce paragraphe : dans quelle mesure notre étude du *Cyperus vegetus* reflète-t-elle l'embryogénie des Cypéracées ? Autrement dit, à partir des données fournies par l'étude rigoureuse d'un cas, peut-on extrapoler ces renseignements à l'ensemble du groupe ?

Une fois reconnu que toute extrapolation comporte des risques, il

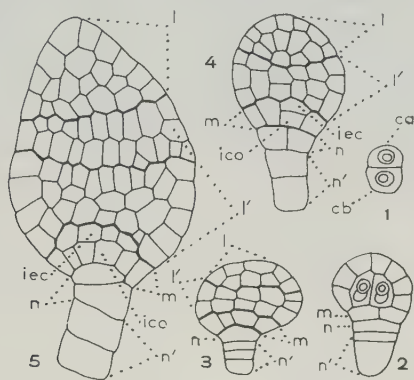


PLANCHE XXXVII. — *Carex præcox* Jacq.

Formes embryonnaires caractéristiques. — Gr. : 224.

convient de faire les remarques suivantes : d'abord, et au sein des Monocotylédones au moins, les études générales ont toujours confirmé les résultats partiels ; nous en apportons nous-mêmes une nouvelle preuve avec nos travaux sur les Graminées ; ensuite l'embryon des Cypéracées est très spécialisé (forme particulière en toupie ou navette, gaine cotylédonaire enveloppant à la germination le point végétatif...) : à une structure adulte très singulière correspond généralement un même mode de développement ; or, depuis les travaux de M. SCHNEIDER, nous connaissons bien la structure des embryons adultes des Cypéracées ; elle est très homogène : les trois types qu'a distingués l'auteur ne correspondent, en fait, qu'à la position plus ou moins excentrique de la gemmule. Enfin, le processus du développement du *Cyperus vegetus* est particulièrement typique : l'isolement précoce de l'épiderme donne à la marche de la segmentation un aspect très reconnaissable ; aussi peut-on pratiquement affirmer que les quelques stades du développement décrits par H. GUTTENBERG et A. SEMLOW chez le *C. arenaria*, de même que les quelques images que nous donnons pour le *C. præcox* (Pl. XXXVII, fig. 1 à 5), indiquent que ces espèces se développent sur le même type.

Nous pensons, en conclusion, que l'on peut, avec une certaine sécurité, étendre les résultats de notre étude du *Cyperus vegetus* à l'ensemble des

Cypéracées. Cette famille se range dès lors dans la première période de la classification périodique, où elle se rattache, dans la série A, au quatrième mégarchétype.

C. — EMBRYOGÉNIE DES PALMIERS

D. JOHANSEN, dans son important ouvrage *Plant Embryology*, reconnaît, au paragraphe consacré aux Palmales, l'absence totale de données embryogéniques relatives à ce groupe. Seule la structure de l'embryon adulte a fait l'objet d'une longue étude de L. GATIN (61), qui analyse notamment la formation des initiales au sommet radiculaire : très généralement absentes chez l'embryon adulte, celles-ci n'apparaissent que lors de la germination de la plantule ; l'initiale du plérôme s'individualise d'abord, puis, à partir d'un massif méristématique homogène (zone M de GATIN, GUTTENBERG), prennent naissance les initiales de l'écorce et de la coiffe. Cette dernière présentant une certaine extension, L. GATIN, comme d'ailleurs H. KARSTEN (94), avait cru pouvoir discerner une coléorhize chez les Palmiers. Ainsi que l'ont bien montré GUTTENBERG et ses collaborateurs (1957), cette formation n'existe que chez les Graminées (71, 76).

L'absence de données embryogéniques, sur cette grande famille des régions chaudes, vient sans nul doute des difficultés inhérentes à leur étude. La répartition géographique de ce groupe rend les récoltes malaisées ; nous avons fait appel au *Chamærops humilis* L., fertile dans le Midi de la France et sur la côte atlantique jusqu'en Bretagne : c'est en Vendée que les échantillons ont été recueillis. De plus, la lenteur de la fécondation et du développement embryonnaire impose des récoltes, fréquemment répétées, s'échelonnant sur plusieurs mois. En outre, l'embryon est très petit, comparé à l'énormité de la graine : pour chaque graine, il est indispensable de réaliser un nombre extrêmement élevé de coupes. Les planches XXXVIII et XXXIX représentent les stades les plus démonstratifs de la marche du développement.

La première paroi de segmentation de l'oosphère (fig. 1 et 2), après fécondation, est transversale. Dans les deux blastomères, *ca* et *cb*, du proembryon bicellulaire ainsi formé (fig. 3), les cloisons sont normales à la première paroi horizontale, donnant naissance à une tétrade en A_1 (fig. 4). Les deux cellules supérieures de cette tétrade, par des cloisons encore normales à la première paroi, produisent quatre quadrants groupés dans un plan horizontal (fig. 7 et 8) ou bien, par des cloisonnements transversaux, quatre quadrants superposés deux à deux (fig. 9). A la génération suivante, ces quadrants se segmentent sans ordre précis, par des cloisons à direction verticale ou horizontale (fig. 10 à 13), pour constituer avec plus ou moins de régularité deux étages superposés d'octants, *l* et *l'* (fig. 11 et 13).

En *l*, les octants supérieurs prennent des parois tantôt anticlines (fig. 13 et 15), obliques ou horizontales (fig. 13 à gauche), tantôt périclines (fig. 17).

Les segmentations suivantes diversement orientées conduisent à deux assises (fig. 17 à 19), puis trois assises (fig. 20 et 21), puis quatre (fig. 23), et finalement à un massif cellulaire n'offrant aucune différenciation intérieure (fig. 26).

En l' , de même, on assiste à la formation de deux assises (fig. 19, 20

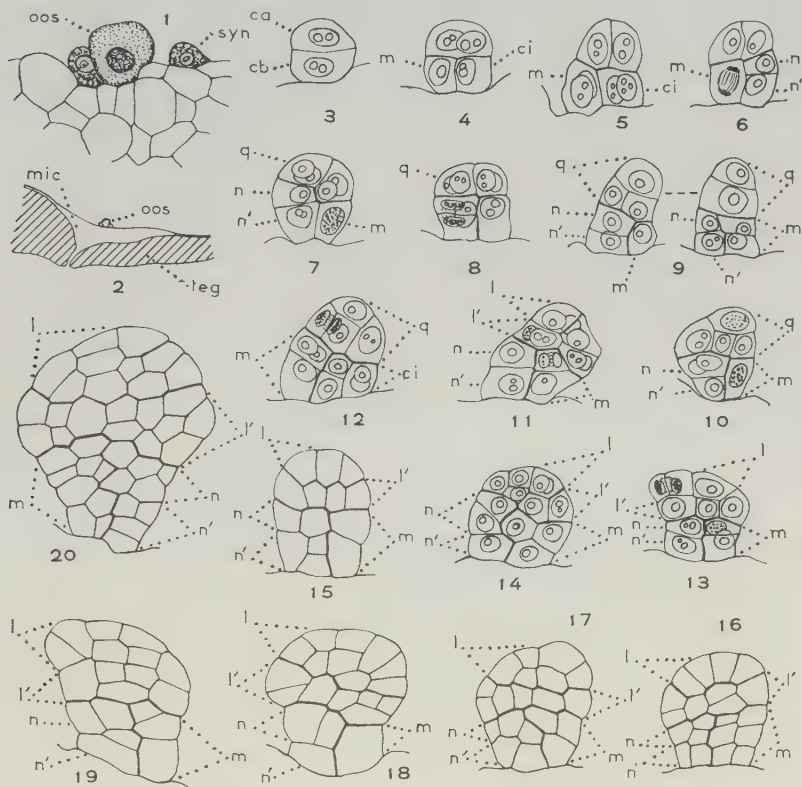


PLANCHE XXXVIII. — *Chamærops humilis* L.

Les premiers stades du développement proembryonnaire : *mic*, micropyle ; *oos*, oosphère ; *syn*, synergide ; *teg*, tégument ovulaire. — Gr. : 224 ; 18 pour 1 et 2.

et 21), puis de trois (fig. 22 et 23), puis d'un plus grand nombre (fig. 25). Au stade de la figure 25, entre les zones l et l' apparaît une échancrure latérale, qui sépare d'un côté le cotylédon et de l'autre le point végétatif, la partie hypocotylée et vraisemblablement (1) les initiales du cylindre

(1) Les initiales au sommet radiculaire ne se forment, en effet, qu'à la germination ; l'embryon possède alors un grand nombre d'assises cellulaires : la démarcation entre les cellules nées de la cellule apicale et celles qui ont été engendrées par la cellule basale ne peut plus être reconnue. Mais, compte tenu de ce que les initiales du cylindre central apparaissent les premières, indépendamment de la région hypophysaire (issue de *cb* et génératrice des initiales de l'écorce et de la coiffe), il est vraisemblable, par analogie avec ce qui s'observe dans les cas où la filiation cellulaire peut être suivie avec sécurité, que ces initiales du cylindre central dérivent bien de l'étagé l' .

central au sommet radulaire. Puis l'embryon se divise activement (en pointillé, les zones de forte croissance : fig. 26 et 28) ; la taille des cellules s'accroît, comme le montre la figure 27, dessinée à la même échelle qu'en 25 ; il devient pyriforme, tandis qu'apparaissent les faisceaux du

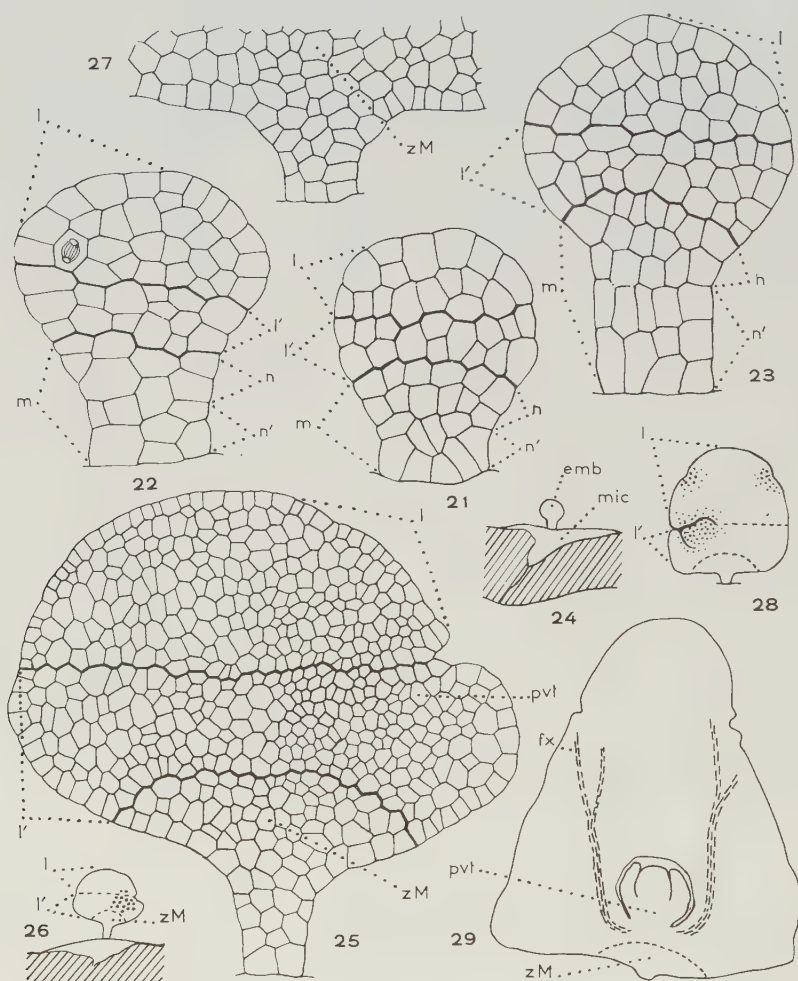


PLANCHE XXXIX. — *Chamaerops humilis* L.

Les stades ultérieurs du développement. *emb* et *fx*, embryon et ses faisceaux ; *mic*, micropyle ; *teg*, tégument ovulaire ; *zM*, zone méristématique de Gatin. — Gr. : 224 ; 117 pour 25, 27 ; 18 pour 24, 26, 28 et 29.

cotylédon (fig. 29 ; l'embryon y est représenté de face et non de profil, comme dans les figures précédentes).

Les blastomères inférieurs de la tétrade *m* et *ci* se partagent généralement par des cloisons transversales (fig. 6, 7, 8, 10, 11 et 13) ; en *ci*, ces

cloisons font apparaître les deux étages n et n' . Quant à la marche ultérieure de la segmentation, il est délicat, voire impossible, de la déterminer avec précision ; il est ainsi difficile de délimiter la filiation cellulaire aux dépens de m , n et n' ; cependant, en suivant la limite de n et n' , on peut établir qu'aux dépens de n et des éléments supérieurs de m se différencie une zone qui serait à l'origine d'une région hypophysaire (1), génératrice de *iec* et de la portion médiane de la coiffe (zone méristématique M de C.-L. GATIN), tandis qu'aux dépens de n' et des éléments inférieurs de l'étage m se constituerait un court suspenseur massif (fig. 6 à 23) ; en 25, il est à noter que la coupe ne passe pas exactement par l'axe du suspenseur, d'où l'aspect anormalement grêle de celui-ci.

L'ensemble du développement demande plusieurs mois. Une semaine s'écoule entre la fécondation et la formation des proembryons compris entre les stades tétracellulaires et octocellulaires (fig. 4 à 9). Il faut encore une semaine de plus pour obtenir des embryons tels qu'ils sont figurés en 14, 15 et 16. En 20, 21, 22, les proembryons sont âgés d'un peu plus de trois semaines. La marche du développement s'accélère ensuite de telle sorte que des embryons de trente jours (fig. 28) présentent déjà les traits caractéristiques de l'embryon adulte ; mais ce dernier ne sera vraiment mûr qu'un an après, à la chute du fruit (fig. 29).

* * *

Les données précédentes conduisent à classer le *Chamærops humilis* dans le mégarchétype IV défini par la formule

$$cb = iec + co + s$$

Plus précisément, il constitue, dans la série A de la première période, le premier proarchétype connu de ce quatrième mégarchétype où sont déjà rangées les Typhacées, les Joncacées et les Cypéracées.

Ce rapprochement ne révèle pas, à nos yeux, une parenté directe entre ces familles très différentes en définitive par la marche des divisions aux stades ultérieurs à la deuxième génération ; la comparaison des planches XXXVI, XXXVIII et XXXIX est à ce sujet révélatrice. Il montrerait cependant que « les diverses lignées de Monocotylédones appartiennent à un même stock ancestral » (L. EMBERGER).

Les lois du développement du *C. humilis* sont, en outre, remarquables par l'association d'un caractère évolué (*cb*, comme pour les Cypéracées, n'intervient pratiquement pas dans la construction du corps de la plante) et d'une particularité primitive (*cb* se cloisonne verticalement). La formation d'une première séparation verticale dans la cellule basale est, en effet, un signe « incontestable de priorité : 1° d'une façon théorique, il y a application de la loi de Sachs d'après laquelle chaque nouveau plan de

(1) On appelle, par extension (voir renvoi de la page 499), région hypophysaire une zone qui engendre à la fois la coiffe et les initiales de l'écorce.

division coupe le précédent à angle droit ; 2° comme le prouve l'observation, toute paroi oblique ou longitudinale conduit à des différenciations moins précoces ; 3° les formes en A_1 et B_1 représentent les constructions les plus rapprochées de celles qui s'observent chez la plupart des Ptéridophytes » (176).

L'embryon du *C. humilis* apparaît ainsi, à la fois archaïque et assez spécialisé, caractères que l'on s'accorde généralement, au vu des données anatomiques et morphologiques, à reconnaître aux Palmiers.

AFFINITÉS DES GRAMINÉES AVEC LES FAMILLES PRÉCÉDENTES

Qu'apportent les études précédentes quant aux rapports qui peuvent exister entre les Graminées et les différentes familles étudiées ? En particulier, permettent-elles de préciser leurs relations phylogénétiques ?

Un premier groupe de résultats est très démonstratif ; il concerne les relations entre Graminées, Joncacées et Cypéracées.

Les données embryogéniques apportent le meilleur argument aux nombreux auteurs (58, 86) qui considèrent que les « Joncales et Cypéales sont deux ordres qui peuvent être difficilement dissociés et rattachés à d'autres » (L. EMBERGER). A de nombreux caractères communs : le port, l'inflorescence habituellement contractée, le plan floral régulièrement trimère de certaines Cypéracées (*Oreobolus*, *Reedia*), le périanthe lorsqu'il existe, très réduit, la division simultanée des grains de pollen, le fruit capsulaire, l'embryon plus ou moins entouré d'albumen, l'identité de traits histologiques (canaux aérifères, parenchyme étoilé, forme de poils de certains genres, présence d'huile dans les stomates...), l'anémophilie, l'écologie, etc. (58), s'ajoute ainsi la similitude de développement de l'embryon.

Par contre, ces données interdiraient de rapprocher les Joncales des Liliiflores dont, à première vue, elles ne diffèrent que par le périanthe scarieux et la graine à albumen amyloacé (50).

De même, les Cypéracées ne devraient pas être rapprochées des Graminées. Excepté le port et le groupement des inflorescences en épillets, que les deux familles ont en commun, de nombreuses différences séparent les deux groupes : le corps végétatif non noueux, l'axe souvent trigone, les feuilles tristiques à gaine habituellement fermée des Cypéracées s'opposent, en effet, au chaume, aux feuilles distiques et à gaine fendue des Graminées ; les cellules siliceuses coniques de l'épiderme foliaire des premières, aux incrustations très dissemblables des secondes, la formation du pollen par division simultanée de ceux-là, à la division successive de ceux-ci, l'akène des uns au caryopse des autres. Les Cypéracées diffèrent encore des Graminées par les fleurs très souvent unisexuées, parfois dioïques, l'ovule anatrope basilaire, l'embryon entouré par l'albumen, la germination encore plus « contractée », la présence d'huile dans les stomates...

Il n'y a donc entre ces deux familles qu'un phénomène de convergence,

dû principalement à un habitat ou à un mode de peuplement comparable. Les groupes désignés sous les noms de Glumales (Glumacées) et de Glumiflores devraient disparaître des classifications.

Les résultats concernant les affinités des Palmiers et des Graminées ne sont pas moins probants. Les processus du développement embryonnaire chez ces deux familles sont profondément différents. La tétrade en A_1 , en A_2 chez les Graminées, traduit, dès les toutes premières divisions, l'archaïsme des Palmiers ; les destinées des cellules apicale et basale du proembryon bicellulaire ne sont pas les mêmes dans les deux familles. Aussi, bien que certains des caractères communs que nous citons au début de ce chapitre soient « très troublants », nous croyons, avec L. EMBERGER, qu'ils « démontrent moins une affinité directe que la communauté d'origine » de ces groupes. Les Palmiers comme les Graminées sont deux familles qu'une longue évolution a spécialisées sur certains points particuliers : tels sont leur mode de germination, la contraction accusée de l'appareil floral. Là encore nous sommes devant un phénomène de convergence.

Reste à considérer l'apport de l'embryogénie relatif aux relations des Commélinales, des Liliales et des Graminales. Il est moins net que dans les cas précédents, mais confirme cependant les rapports que de nombreux auteurs [R. WETTSTEIN (202), L. EMBERGER (58)] se sont toujours plu à voir entre :

Liliales, Commélinales, Graminales.

L'embryogénie, dans les deux premiers ordres, est très comparable : les espèces étudiées se classent, nous l'avons vu, dans le même mégarchétype : les destinées des blastomères sont identiques, seules diffèrent les tétrades qui sont en A_2 chez les Liliales, en A_1 chez les Commélinales ; ainsi ces dernières présentent-elles un caractère particulièrement archaïque qui les rapprocherait de la souche commune du groupe.

Les lois du développement embryonnaire montrent de même une communauté d'origine entre les Graminales et les Liliales. Certes, les destinées sont légèrement différentes dans les deux ordres : chez les Liliales, le point végétatif de la tige dérive de l'étage m et, chez les Graminées, de l'étage l' immédiatement supérieur. Chez les premières, les initiales de l'écorce au sommet radiculaire prennent naissance à partir de l'étage n , plus rarement à partir de m , tandis que, chez les secondes, elles sont issues régulièrement de m . Il n'en reste pas moins que l'allure générale du développement est identique : il suffit de comparer des planches représentant les principaux stades embryonnaires chez ces deux groupes pour en être convaincu. Liliales et Graminales apparaissent ainsi comme deux phylums proches, mais ayant divergé depuis une époque reculée. Le vaste groupe des Liliales, dont le type embryonomique est moins évolué (mégarchétype I), représente le point de départ de nombreuses autres branches évolutives (Scitaminales, Orchidales sans doute). Les Graminées dont le type

embryonomique (mégarchétype II) porte le signe patent d'une évolution (potentialité plus élevée de la cellule apicale) représenteraient une lignée isolée, trop engagée elle-même pour avoir pu donner naissance à des types dérivés.

V. — EMBRYOGÉNIE ET INTERPRÉTATION DE L'EMBRYON DES GRAMINÉES

A. — HISTORIQUE

Les précurseurs.

Le premier microscope fut construit par GALILÉE, en 1612, mais il fallut attendre une quarantaine d'années avant d'obtenir des appareils convenables. En leur possession, les naturalistes furent saisis d'un enthousiasme profond. En 1687, M. MALPIGHI (108) décrit les premiers embryons de Graminées, un embryon de Blé et un d'Avoine ; il voit dans le scutellum le cotylédon et dans l'épiblaste une deuxième petite feuille : *In Tritico et Avenaceis videtur plantula unico, hocque obscuro, folio prædita... ; loco autem deficientis folii Natura fortasse radici involucrum addidit.*

Une centaine d'années s'écoule avant que de nouveaux auteurs s'intéressent à l'embryon des Graminées. A.-L. DE JUSSIEU, en 1789 (92), admet, sans s'expliquer sur ce sujet, que le scutellum est le cotylédon. J. GÆRTNER, 1788 (63), sans doute trop préoccupé de la comparaison de la graine avec l'œuf des animaux, et voyant dans le tissu farineux un albumen, pense que le scutellum n'est autre chose qu'un tissu nutritif de nature spéciale, situé entre le corps de l'embryon et l'albumen ; il l'assimile, en un mot, au vitellus de l'œuf et lui en donne le nom. Mais la singularité de ce vitellus relié, en effet, d'un côté au corps de l'embryon par une entière continuité du tissu, tandis qu'il se trouve, sur l'autre face, complètement indépendant de l'albumen, n'échappe pas à l'auteur qui ne tarde pas à l'assimiler au cotylédon des autres plantes ; dès lors, on ne sait plus très bien ce qui ressort de la notion confuse et inutile du vitellus, d'autant plus que, par ailleurs, J. GÆRTNER rattache à son scutellum-vitellus à la fois l'épiblaste (*lacinia carnosa e scutello oriunda*) et le coléoptile (*vagina cotyledonea*).

C. Brisseau-Mirbel, A. Pointeau, L. Richard (1809-1811).

Vingt ans après ces essais imprécis ou maladroits, la question de l'interprétation de l'embryon des Graminées va passionner les cercles des botanistes français de l'époque ; l'Académie des Sciences résonne de leurs

discussions (52) et, en l'espace de trois années, les principales façons de considérer l'embryon des Graminées vont être posées.

C. BRISSEAU-MIRBEL, dans une première conception (1809) (25), reprise plus tard dans ses *Éléments de Physiologie végétale* (1815) (27), compare le scutellum des Graminées au cotylédon des Asperges, des Balisiers et de quelques autres Monocotylédones, où ce cotylédon ne prend pas non plus d'accroissement notable pendant la germination ; il en conclut que le scutellum des Graminées est précisément leur cotylédon. Il tient le coléoptile pour la première feuille du point végétatif, et l'épiblaste est pour lui « un rudiment de feuille » qui « représente imparfaitement une seconde feuille cotylédonaire ».

A. POINTEAU, en 1809, dans son *Mémoire sur l'Embryon des Graminées, des Cypéracées et du Nelumbo* (132), se fait, le premier avec netteté, le partisan de l'hétérocotylie ; cette conception découle de la comparaison superficielle de l'embryon des Graminées et de celui des Dicotylédones. Si l'on voit un cotylédon développé dans le scutellum accolé à l'albumen, il est facile d'en admettre un autre avorté, dans l'épiblaste situé en face : « L'insertion de l'épiblaste, diamétralement opposée à celle du cotylédon, n'indique-t-elle pas qu'il est le rudiment d'un second cotylédon ? » ; d'ailleurs, A. POINTEAU ajoute : « L'embryon des Graminées paraît avoir de très grands rapports avec celui des Dicotylédones. »

L. RICHARD, 1811 (145), est d'un avis opposé : l'embryon des Graminées doit être comparé à celui des autres Monocotylédones. Remarquant que, chez les plantes de cette classe, la gemmule est très généralement logée dans une cavité avant germination, cet auteur estime « qu'il est essentiel au cotylédon des endorhizes d'avoir une cavité interne que la gemmule doit perforer » ; il trouve cette cavité dans le coléoptile, dont il fait le cotylédon : « Il est incontestable que le tube du *Scirpus* et du *Canna* appartient au cotylédon ; donc celui des Graminées est aussi formé par le cotylédon. » Mais, au lieu de voir dans le scutellum une dépendance du coléoptile, il le considère comme « un renflement latéral de la racicule », faisant même de la racine effective une « radiculode adventive » insérée sur la tigelle. Quant à l'épiblaste, il y voit une « partie externe accessoire..., un prolongement de l'hypoblaste (le scutellum) ».

A la suite des travaux de L. RICHARD (1), C. BRISSEAU-MIRBEL, 1810 (26), revient sur sa première conception : « Sans doute on pourrait considérer la gaine qui recouvre la plumule des Graminées comme une feuille primordiale. J'avais embrassé cette opinion dans mes premiers mémoires, mais il est plus conforme à la théorie de ne voir, dans la gaine dont il s'agit, qu'une portion dilatée du cotylédon, semblable à celle qui se développe en cône dans la plupart des Monocotylédones à l'époque de la germination.

(1) D'après les dates, l'opinion de C. BRISSEAU-MIRBEL semble être antérieure à celle de L. RICHARD, mais en réalité celui-ci avait déjà exposé ses conceptions dans ses cours publics et à l'Académie des Sciences.

Ceci rétablit complètement l'analogie entre les graines des Graminées et celles des autres plantes à une feuille séminale. »

Ainsi, dès la fin 1811, on peut dire que, malgré quelques imprécisions, lacunes ou même contradictions dans la pensée des auteurs, il existe quatre grandes façons de considérer l'embryon des Graminées :

— le coléoptile est le cotylédon, et le scutellum, une entité haustoriale (L. RICHARD) ;

— le scutellum est le cotylédon unique (C. BRISSEAU-MIRBEL, 1809) ;

— le scutellum et le coléoptile sont le cotylédon unique (C. BRISSEAU-MIRBEL, 1810) ;

— le scutellum et l'épiblaste sont deux cotylédons (A. POINTOT).

Voyons comment ont évolué ces différentes conceptions jusqu'à nos jours.

Le coléoptile est le cotylédon (Pl. XL, fig. 1).

La première interprétation — celle qui identifie le coléoptile au cotylédon — n'a, au-delà de 1890, pratiquement plus de défenseurs, les derniers étant A. TSCHIRCH (193), J. LERMER et G. HOLZNER (101), puis S. BUCHET (34).

Elle avait pourtant rallié le plus grand nombre des botanistes.

Parmi eux, T. LESTIBOUDOIS, en 1848 (102), portant son attention sur la vascularisation du coléoptile, va jusqu'à considérer ce cotylédon unique comme résultant de la réunion de deux feuilles soudées par leurs bords !

Tous ces auteurs réduisent le scutellum au rang d'entité haustoriale, à l'exception de S. REGEL, 1843 (142), qui y voit une stipule : c'est « le principal organe d'absorption » (A. GRIS). Ils ne l'interprètent plus comme un renflement latéral de la radicule, ainsi que l'avait maladroitement fait L. RICHARD, mais comme « une excroissance de la tigelle » [H. CASSINI, 1820 (40), A. DE JUSSIEU, 1839 (91), W. HOFMEISTER, 1852 (83, 84)] ; certains botanistes restent imprécis et parlent d' « expansion latérale d'une partie de l'axe » [A. GRIS, 1864 (66)], d' « un corps qui se développe sur le premier entre-nœud » [J. SACHS, 1862 (148)] ou encore d'une « grande expansion dorsale » [DUCHARTRE, 1867 (56)], tandis que F. SANDEEN, 1868 (150), y voit comme une sorte de thalle (*Thallusbildung*), reprenant en cela une idée de J. AGARDH, 1826 (2).

A. DE JUSSIEU résume bien l'opinion moyenne de ces auteurs lorsqu'il écrit : « La tigelle prend un accroissement latéral disproportionné qui lui donne jusqu'à un certain point l'apparence d'un cotylédon », ou encore « le scutellum n'est qu'une excroissance latérale de la tigelle, analogue à celle qui se rencontre dans quelques Zostéracées ».

L'épiblaste, enfin, lorsqu'il en est parlé, demeure chez ces auteurs

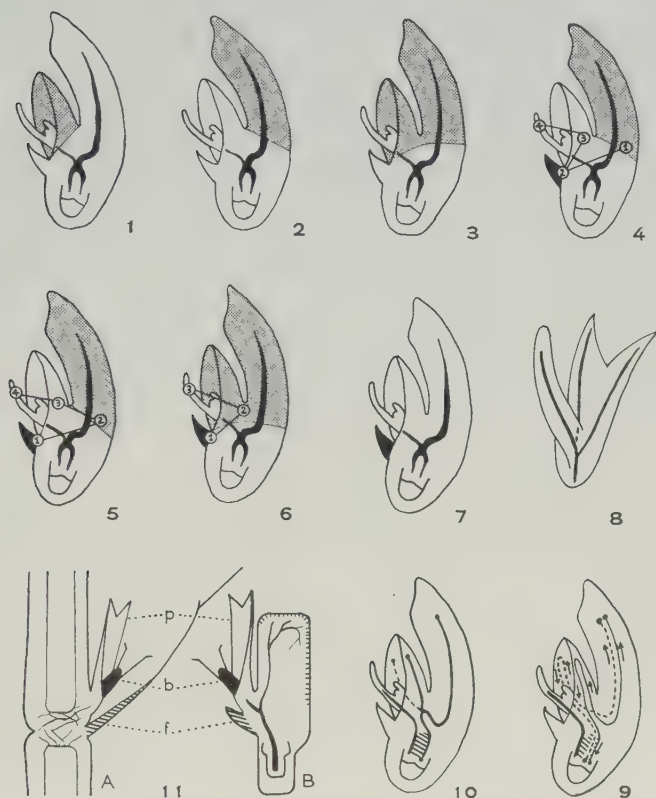


PLANCHE XL.

FIG. 1 à 7. — Illustration schématique des principales hypothèses relatives à l'embryon des Graminées ; en grisé, le cotylédon tel qu'il est délimité dans les diverses conceptions ; en noir, l'épiblaste considéré comme un deuxième cotylédon ; les chiffres à l'intérieur des petits cercles indiquent éventuellement l'ordonnancement phyllotaxique des divers organes.

FIG. 8. — Représentation schématique d'un « cotylédon » homologue d'une feuille avec ligule ou d'une glumelle avec arête.

FIG. 9 et 10. — A droite, type hypothétique du cotylédon tel que l'ont conçu E. SARGANT et A. ARBER ; à gauche, l'innervation réelle de l'embryon des Graminées (schématique) [d'après E. SARGANT et A. ARBER (152), modifié].

FIG. 11. — En A, schéma d'une tige des Graminées au niveau d'un nœud montrant l'insertion d'un bourgeon (*b*) avec sa préfeuille (*p*) et la feuille axillante (*f*).

En B, schéma de l'embryon d'une Graminée établissant les mêmes analogies entre le coléoptile (*p*) et la préfeuille, la « gemmule » (*b*) et le bourgeon, l'épiblaste (*f*) et la feuille axillante, d'où il peut être déduit que le scutellum est l'équivalent d'un axe, et la gemmule l'équivalent d'un rameau latéral [d'après H. JACQUES FÉLIX (88)].

« une partie externe et accessoire », ainsi que l'avait admis L. RICHARD.

Remarquons toutefois, pour en finir avec cette première option, que, si la notion du coléoptile-cotylédon ne tint pas, l'idée d'un suçoir en tant qu'organe distinct reparait chez L. BOYD, 1931 (22, 23). Celle-ci, dont la théorie dérive des travaux de E. SARGANT et A. ARBER (152), imagine le scutellum comme résultant de la soudure évolutive d'un suçoir apical et vascularisé avec la partie ligulée et non vascularisée du cotylédon.

Le scutellum est le cotylédon unique (Pl. XL, fig. 2).

Le premier réflexe des observateurs [M. MALPIGHI, C. BRISSEAU-MIRBEL, 1809, C. TREVIRANUS, 1815 (191)] est de comparer le scutellum au cotylédon des autres Monocotylédones et le coléoptile à une première feuille modifiée. M. SCHLEIDEN (156), étudiant la germination de l'Avoine en 1846, H. SCHACHT, 1859 (154), observant celle de l'*Agropyrum fastuosum*, se rangent à cette conception. V. DEMOOR, en 1853, dans sa Note à l'Académie des Sciences de Belgique sur l'embryon des Graminées, affirme avec toute la netteté voulue cette façon de voir (53) : « *a.* Le bouclier (le scutellum) constitue le vrai cotylédon des Graminées ; *b.* La vaginule (le coléoptile) est la portion vaginale d'une feuille primordiale à laquelle nous l'assimilons ». C'est la conception que l'on retrouve, dans le *Guide du Botaniste*, de G. DE SAINT-PIERRE, 1852 (149), dans la dissertation inaugurale de E. HEIDEN, 1859 (81), dans le traité général de Botanique de E. LE MAOUT et J. DECAISNE, 1868 (100), dans le *Handbuch der Samenkunde* de F. NOBBE, 1876 (122), et qui fut professée à l'époque, notamment par S. ENDLICHER, K. KUNTH, A. DE SAINT-HILAIRE ; H. BAILLON, 1894 (10), qui, d'ailleurs, ne prend pas position sur la nature du scutellum, avance, pour sa part, que la première feuille de la gemmule (le coléoptile) « est manifestement double à son sommet. Elle répond aux préfeuilles des bourgeons caulinaires ». Pour tous ces auteurs, l'épiblaste est considéré soit comme une excroissance sans importance, soit comme une dépendance du cotylédon, généralement une portion de la gaine.

Après un certain temps d'oubli, G. AVERY, en 1930 (8, 9), puis L. BOYD, en 1931 (22, 23), défendent à nouveau cette conception. Ils sont suivis par L. RANDOLPH, 1936 (136), Ch.-T. YUNG, 1938 (209), N. MULLENDORE, 1948 (116), T. KIESSELBACH, 1949 (96), G. MIMEUR, 1950 (113), L. EMBERGER, 1960 (58). Ou bien ces auteurs passent l'épiblaste sous silence, ou bien ils l'interprètent comme une excroissance du scutellum ; L. BOYD émet l'idée qu'il représente les restes de la gaine cotylédonaire, aujourd'hui réduite par l'évolution, mais qui, autrefois, comme chez les autres Monocotylédones, aurait entouré tout le point végétatif. L. EMBERGER, tout dernièrement, reprend cette façon de voir : « L'épiblaste est ce qui reste de la gaine du cotylédon, dont la partie adossée est atrophiée. »

Le scutellum et le coléoptile sont le cotylédon unique (Pl. XL, fig. 3).

La synthèse des deux théories précédentes n'a pas manqué d'être faite très tôt : C. BRISSEAU-MIRBEL, tirant parti de certains arguments de L. RICHARD, l'a réalisée, nous l'avons vu, dès 1810 ; selon lui, le coléoptile n'est qu'une excroissance, en forme de doigt de gant, du scutellum, l'équivalent de la gaine cotylédonaire qui, chez les autres Monocotylédones, entoure la gemmule. Une longue suite d'auteurs va défendre jusqu'à nos jours cette conception : F. RASPAIL, 1824 (137), J. BERNHARDI, 1832 (19), M. SCHLEIDEN, 1839 (155), HOFMEISTER, 1849 (82), J. HANSTEIN, 1870 (79), Ph. VAN TIEGHEM, 1872 (186), J. EKKERT, 1873 (59), G. KLEBS, 1885 (97), C. NORNER, 1881 (124), M. DOULIOT, 1891 (55), J. LUBBOCK, 1892 (106), A. SCHLICKUM, 1896 (157), L. CELAKOWSKY, 1897 (41, 42), K. VON GÆBEL, 1900 (64), E. STRASBURGER, 1902 (180), P. TANNERT, 1905 (184), E. SARGANT et A. ARBER, 1915 (152), W. WORSDELL, 1916 (203), M. NISHIMURA, 1922 (119), E. TOOLE, 1924 (190), R. SOUÈGES, 1924 (162), A. ARBER, 1927 (5), W. HOWARTH, 1927 (85), A. REZNIK, 1934 (144), K. YASUI, 1936 (208), J. CHO, 1938 (43), D. JOHANSEN, 1950 (93), W. TROLL, 1954 (192), F. FIRBAS, 1954 (60), J. SASS, 1955 (153), R. Mc LEAN et W. IVIMEY-COOK, 1956 (111), H. VON GUTTENBERG, 1957 (71), W. BROWN, 1959 (31, 32).

Ces auteurs s'appuient, en particulier, sur l'ontogénie embryonnaire : la lèvres supérieure du coléoptile prend naissance sur le scutellum avant de coiffer la gemmule (J. HANSTEIN, R. SOUÈGES) ; de même, ils font observer que l'embryon des Cypéracées, famille classiquement rapprochée des Graminées, est pourvu, à la germination, d'une gaine cotylédonaire en étui (Ph. VAN TIEGHEM, H. VON GUTTENBERG).

La plupart d'entre eux se contentent d'affirmer que le scutellum et le coléoptile sont les deux parties d'un même organe ; certains essaient, cependant, de préciser cette notion. F. RASPAIL pense que « les organes bicarénés des Graminées (piléole, préfeuille et glumelle) résultent de ce que la dérivation de la nervure centrale constitue l'axe sur lequel ils sont adossés ». M. SCHLEIDEN voit dans le scutellum l'homologue du limbe foliaire, tandis que le coléoptile en est la ligule. Ph. VAN TIEGHEM, étudiant avec soin la vascularisation de l'embryon, estime que les deux faisceaux du coléoptile sont les « branches latérales du faisceau cotylédonaire total, dont la nervure de l'écusson est la branche médiane ». Pour lui, le cotylédon est formé : « 1° d'un limbe hypogé plus ou moins engainant (scutellum) ; 2° d'une double stipule unie bord à bord, en avant et en arrière, en une gaine blanche épigée qui protège la gemmule ». Ph. VAN TIEGHEM pense, d'ailleurs, que l'homologie est encore plus étroite avec une glumelle aristée : le scutellum uninervé correspond à l'arête, le coléoptile est homologue de la partie de la glumelle située au-dessus de l'insertion de l'arête (Pl. XL, fig. 8). Lorsque les insertions du scutellum et du coléoptile sont écartées lors de la germination, Ph. VAN TIEGHEM

montre que cela est dû à l'élongation du nœud cotylédonaire. Ainsi, pour cet auteur, le scutellum et la piléole sont respectivement comparés aux différentes parties d'une feuille végétative à gaine basale très réduite ou absente. E. STRASBURGER, puis A. ARBER s'associent à cette façon de voir. L. CELAKOWSKY, suivi par W. WORSDELL, renforce cette conception en rapportant l'épiblaste aux auricules de certaines feuilles amplexicaules.

E. SARGANT et A. ARBER, extrapolant à partir de la structure germinative de l'*Avena*, imaginent un type d'embryon dont les deux faisceaux continus, partis du nœud scutellaire, se rendraient respectivement jusque dans les nervures du coléoptile, d'où ils redescendraient pour se terminer côte à côte dans le scutellum (Pl. XL, fig. 9). Les embryons de type connu (Pl. XL, fig. 10) dériveraient par évolution phylétique du type hypothétique. Ces vues renforcent l'idée d'une dépendance étroite entre scutellum et coléoptile : les deux cotylédons sont soudés dans le scutellum et reliés chacun à leurs stipules réunies dans le coléoptile. A. ARBER abandonnera d'ailleurs, peu après, cette théorie.

Mais, parallèlement à ces tentatives, un courant de pensée opposé considère que ces homologies sont fallacieuses, que le coléoptile est une formation propre à l'embryon des Graminées, échappant à toute comparaison (J. MERRY, W. BROWN).

L'épiblaste, comme dans les deux conceptions précédentes, est interprété soit comme une émergence épidermique sans intérêt (A. ARBER), soit comme une dépendance du cotylédon (excroissance, rudiment de gaine, auricule, ligule) ou, plus rarement, de la coléorhize (A. SCHLICKUM, K. VON GÖBEL, W. BROWN, H. VON GUTTENBERG).

Le scutellum et l'épiblaste sont deux cotylédons (Pl. XL, fig. 4).

Reste une dernière façon de concevoir l'embryon des Graminées, justement celle où l'épiblaste, au lieu d'être « une petite languette ou collerette » sans importance, est assimilée à une feuille rudimentaire ; ainsi J. VELENOWSKY, 1905 (197), conclut-il que le scutellum est la feuille cotylédonaire, l'épiblaste la première feuille véritable, et le coléoptile la seconde ; J. PERCIVAL, 1927 (128), qui voit dans le mésocotyle un rhizome, fait de même, et C. WARDLAW, 1954 (198), adopte cette séquence foliaire, bien que, écrit-il, elle soit rendue peu évidente par le développement prépondérant de la gemmule.

Mais la position de l'épiblaste, en face du scutellum, ainsi que l'avaient établi A. POINTEAU (132) et A.-L. DE JUSSIEU (1809 : cité par C. BRISSEAU-MIRBEL), conduit la majorité des auteurs à en faire une seconde feuille cotylédonaire ; P. TURPIN, 1819 (195), écrit dans sa thèse : « Ces deux cotylédons opposés que l'on retrouve dans les embryons de plusieurs Graminées sont presque égaux chez les Bambusées, très inégaux dans le Blé et l'Avoine, presque réduits à un seul dans l'Orge. » Il est suivi par A. DE CANDOLLE, 1827 (38), G. BISCHOFF, 1830 (20), C. BRISSEAU-MIRBEL et

E. SPACH, 1839 (28), E. KRATZMAN, 1839 (98), F. HEGELMAIER, 1874 (80), E. WARMING, 1879 (199), M. LEWIN, 1887 (103), E. HACKEL, 1887 (78), E. BRUNS, 1892 (33).

Les travaux de ces derniers semblent si probants que Ph. VAN TIEGHEM lui-même, en 1897 (188), revient sur sa première conception. Désormais « l'écusson (le scutellum) est la première feuille de la plante...; le lobule (l'épiblaste) en est la seconde..., diamétralement opposée à la première, au même niveau : son second cotylédon...; la piléole (le coléoptile) en est la troisième..., superposée à la première comme il convient » (Pl. XL, fig. 4). En réalité, l'insertion de l'épiblaste se situe plutôt en dessous de celle du scutellum. M. Mc CALL, 1934 (110), se basant en outre sur la structure vasculaire du proembryon, conclut que la première feuille cotylédonaire est l'épiblaste, le scutellum n'étant que la seconde : mais, dès lors, la phyllo-taxie n'est plus respectée au niveau du coléoptile et de la gemmule (Pl. XL, fig. 5).

Pour la rétablir, on peut — comme dans la seconde conception de C. BRISSÉAU-MIRBEL — faire du coléoptile une dépendance du scutellum (Pl. XL, fig. 6). C'est la façon de voir de P. KENNEDY, 1899 (95), W. CANNON, 1900 (39), J. LOTSY, 1911 (105), P. BUGNON, 1927 (35); on peut encore, comme plusieurs auteurs récents, modernisant les idées de J. COULTER, 1915 (46), faire intervenir des modifications de croissance au cours de l'embryogenèse. M. YAKOVLEV, 1946 (205, 206), et I. ROTH, 1955 (146), estiment que l'embryon, d'abord semblable à celui des Dicotylédones, ne doit sa forme dissymétrique qu'à la croissance d'un seul « cotylédon », avec rejet sur le côté de la gemmule organiquement terminale et avortement du cotylédon opposé à l'albumen. Pour I. ROTH, c'est d'ailleurs ce déséquilibre de croissance qui amène l'insertion apparente du scutellum à un niveau plus élevé que celui de l'épiblaste.

Le scutellum est un « télome », l'épiblaste un cotylédon (Pl. XL, fig. 7).

Au terme de cette revue, il ressort du grand nombre de publications sur l'interprétation de l'embryon des Graminées qu'aucune des quatre principales conceptions précédentes n'emporte une entière adhésion. La difficulté du problème apparaît d'ailleurs bien dans le fait que plusieurs des auteurs les plus avertis, comme C. BRISSÉAU-MIRBEL (25, 26, 27 et 28), W. HOFMEISTER (82, 83, 84), Ph. VAN TIEGHEM (186, 188), ont soutenu successivement des théories différentes. Aussi n'est-il pas étonnant qu'une des plus récentes contributions à cette interprétation essaie d'utiliser d'autres critères. H. JACQUES-FÉLIX, 1957 (88, 89), se basant sur l'homologie de structure entre la préfeuille et le coléoptile, organes tous deux « binerviés, bicarénés, sans limbe », reprend l'idée d'une gemmule interprétée comme un bourgeon axillaire.

Déjà, S. REISSEK, en 1843 (143), voyant dans le cotylédon un bourgeon terminal avorté, faisait de la plumule un bourgeon latéral, et L. MARASSÉ,

1938 (109), considérait l'épiblaste comme le « rudiment d'une feuille axillante ». H. JACQUES-FÉLIX, pour sa part, estime que le scutellum est un axe trophique (« un télome initial ») sur lequel se développe, axilé par l'épiblaste (parfois virtuel), un bourgeon latéral dont le coléoptile est la préfeuille. Dès lors, il n'est plus possible de voir dans le scutellum axial un cotylédon; c'est l'épiblaste, considéré comme feuille embryonnaire, qui le devient (Pl. XL, fig. 11).

Le mésocotyle.

Reste un dernier point sur lequel les opinions n'ont cessé de diverger : la nature de la zone située entre l'insertion du scutellum et celle du coléoptile; cette zone, nette chez les Panicoïdées (Graminées Plagiodesmes), n'existe pas chez les Festucoïdées (Graminées Prénodesmes), mais y apparaît très généralement à la germination (exceptions : *Triticum*, *Stipa*, *Secale*...).

Les premiers auteurs qui s'étaient intéressés à l'étude de l'embryon adulte, bien plus qu'à celle des jeunes germinations, ne s'interrogèrent pas beaucoup sur la nature de cette zone. C. BRISSEAU-MIRBEL (27), dans ses *Éléments de physiologie végétale et de Botanique* (1815), la définit, sur des critères uniquement morphologiques, comme une tigelle. D. CLOS, 1849 (44), et A. GRIS, 1864 (66), s'appuyant sur des données anatomiques, y voient le « collet », mais c'est Ph. VAN TIEGHEM, 1872 (186), qui en fait la première étude d'ensemble. Il conclut de son travail, basé principalement sur la course des faisceaux vasculaires, que cette zone représente un nœud allongé, n'appartenant ni à l'hypocotyle, ni à l'épicotyle. L. CELAKOVSKY, 1897 (42), reprend les idées de Ph. VAN TIEGHEM et crée pour ce nœud allongé le terme de « mésocotyle », mot qui, dès lors, sera employé dans la plupart des descriptions.

Notons que, dès que l'on considère le coléoptile comme une dépendance (ligulaire, stipulaire ou autre) du scutellum, il est difficile d'admettre dans l'intervalle les séparant autre chose qu'une élongation du nœud cotylédonaire. Ainsi ont vu un nœud dans le mésocotyle : J. HANSTEIN, 1870 (79), M. DOULIOT, 1891 (55), K. VON GÖBEL, 1898 (64), W. WORDSELL, 1916 (203), P. BUGNON, 1927 (35), A. ARBER, 1927 (5), A. REZNIK, 1934 (144), W. TROLL, 1954 (192). E. SARGANT et A. ARBER (152), pour leur part, ont tenté d'expliquer cet intervalle par le repliement évolutif du stipe cotylédonaire et sa fusion avec l'hypocotyle (Voir p. 576) ; le mésocotyle devenait ainsi une caractéristique de l'embryon des Graminées ; leur conception, basée avant tout sur l'étude de la germination de certaines Zingibéracées, a été reprise récemment dans le *Text-book of theoretical Botany*, de R. Mac LEAN et W. IVIMEY-COOK (111). — H. VON GUTTENBERG, 1957 (71), qui considère le coléoptile comme une excroissance de la base de la gaine cotylédonaire, voit pourtant dans le mésocotyle le premier entre-nœud de la plantule. Il se tire de cette apparente contradiction en admettant que le méristème

intercalaire de ce premier entre-nœud entraîne, lors de sa croissance, l'anneau méristématique générateur du coléoptile. Il y aurait, en fait, tout au long du mésocotyle, concrescence congénitale (*eine kongenitale Verwachsung*) de l'axe central épicotylé porteur du bourgeon gemmulaire et de la base du coléoptile.

Inversement, dès que le coléoptile devient une formation indépendante du cotylédon, l'interprétation qui s'impose est celle d'un entre-nœud. Ainsi, lorsque Ph. VAN TIEGHEM changea de conception et vit dans le coléoptile la première feuille de la plantule, il maintint curieusement pour ses Graminées Prénodesmes la notion de nœud, en même temps qu'il concluait, chez les Plagiodesmes, à la présence d'un entre-nœud. E. BRUNS, 1892 (33), l'avait déjà précédé dans cette voie, ainsi que A. DE BARY (13) dès 1877. De même, J. COULTER, 1915 (46), P. WEATHERWAX, 1920 (200), G. AVERY, 1930 (9), L. BOYD, 1931 (22, 23), L. BOYD et G. AVERY, 1936 (24), N. MULLENDORE, 1948 (116), J. SASS, 1955 (153), J. JACQUES-FÉLIX, 1957 (88), S. TUCKER, 1957 (194), et, d'une façon générale, tous les auteurs modernes interprètent le mésocotyle comme un entre-nœud. Ajoutons que J. PERCIVAL, 1927 (128), y voyait, sans préciser, un « rhizome » ; M. Mc CALL, 1934 (110), qui reconnaissait comme ses devanciers le nœud cotylédonaire (celui sur lequel s'insère l'épiblaste, selon sa théorie), croyait discerner — à tort — un second nœud au niveau du scutellum : le mésocotyle devenait ainsi le deuxième et non le premier entre-nœud de la plante.

D'autre part, J. MERRY, 1941 (112) et W. BROWN, 1959 (32), tout en admettant que le scutellum et le cotylédon ont une même origine, considèrent que le mésocotyle présente trop de caractères aberrants pour être un nœud. N'y voyant pas plus un entre-nœud, ils éludent le problème et estiment que le mésocotyle est une structure propre à l'embryon des Graminées.

Finalement, ce qu'écrivait Ph. VAN TIEGHEM en 1897 est, en 1962, plus que jamais valable : « malgré les nombreuses recherches dont a fait l'objet l'embryon des Graminées, c'est encore aujourd'hui, dans l'histoire de ces plantes, l'un des sujets les plus controversés ».

B. — LES DONNÉES DE L'EMBRYOGÉNIE

Qu'apporte l'étude approfondie de l'ontogenèse embryonnaire à la solution de ce problème ? C'est ce que nous nous efforcerons de découvrir en analysant d'abord l'ensemble des données relatives à chacune des parties de l'embryon et en faisant ensuite la synthèse du tout.

Le scutellum.

1° La suite des étapes par lesquelles passe le scutellum pour devenir l'organe latéral typique de l'embryon des Graminées montre indubitablement son origine axiale et terminale. — Les théories, récentes, de M. YAKOVLEV, 1946 (205, 206), et I. ROTH, 1957 (146), qui considèrent que l'embryon doit sa forme dissymétrique à la croissance d'un seul cotylédon avec rejet latéral de la gemmule organiquement terminale, ne peuvent être valablement défendues. Il faut sans doute voir à l'origine de cette tendance — du moins pour ROTH — les travaux de ses compatriotes, B. HACCUS (77) et E. BAUDE (15), qui, chez deux Hydrocharidacées, *Ottelia alismoides* et *Stratiotes aloides*, ont soutenu un point de vue analogue, mais sans véritable preuve, comme R. SOUÈGES (166, 171, 173, 174) le démontra à plusieurs reprises.

Le scutellum occupe ainsi la même position que le cotylédon chez les autres Monocotylédones. Aussi, plus ou moins instinctivement, la plupart des botanistes depuis MALPIGHI identifient-ils le scutellum à la feuille cotylédonaire. W. BROWN, 1959 (32), le dernier auteur à s'être attaché à l'interprétation de l'embryon des Graminées, s'élève contre ce conformisme. Il se refuse à voir un cotylédon dans le scutellum qui est, dit-il, reprenant les idées de J. MERRY, 1941 (112), une structure propre à cette famille. De cette affirmation, pour le moins peu constructive, en l'absence de toute explication, retenons seulement que l'auteur dénie toute nature foliaire au scutellum.

C'est également l'opinion de H. JACQUES-FÉLIX (88, 89), dont les travaux remontent à 1957 : pour lui, le scutellum est un axe trophique, un protocorme comparable à celui qui existe chez les Cryptogames vasculaires et sur lequel bourgeonne, latéralement, la jeune plantule. Mais cette structure ne serait pas particulière aux Graminées : elle se retrouverait chez toutes les Monocotylédones. Cette prise de position est au fond très logique : le scutellum peut être interprété de façon très variable, mais doit être dans tous les cas comparé aux cotylédons typiques qui, dans cette classe, naissent tous de la même partie axiale et terminale de l'embryon (voir chapitre IV).

Entre un scutellum, représentant un protocorme axial, et un cotylédon correspondant à une feuille cotylédonaire primitivement axiale et terminale, les données embryonomiques ne permettent pas de trancher. Il convient de s'adresser à la morphologie comparée : le scutellum, si bien adapté à son rôle de suçoir, d'une part, et contrairement à ce qui se passe chez les autres Monocotylédones, n'émet pas le moindre pétiole cotylédonaire à la germination ; d'autre part, le cotylédon reste inclus dans la graine et n'a guère, à première vue, l'apparence d'une feuille. Mais tous les intermédiaires peuvent être trouvés entre les espèces où le cotylédon développe un limbe assimilateur (*Allium*, *Agave*, *Fluviales*, *Tapeinochilus pungens* Miq. ; voir Pl. XLI, fig. 5) et celles où il joue seulement le rôle de

suçoir ; dans une même famille, celle des Palmiers, l'on rencontre, à côté de germinations analogues à celles des Graminées (*Calamus*), d'autres plus nombreuses que caractérise le développement d'un long pétiole cotylédonaire (62). Aussi les quelques auteurs, notamment A. de Jussieu (91), J. Velenovsky (197), C. Gatin (62), L. Boyd (23), qui ont étudié dans leur ensemble le développement des jeunes plantules monocotylédonnées, ont tous admis l'origine foliaire du cotylédon. Nous pensons qu'il est difficile de conclure autrement.

D'ailleurs, dans un cas précis, G. MIMEUR, 1950 (113), apporte un argument qui renforce grandement la valeur de cette interprétation. Après avoir découvert et étudié de véritables poils sécréteurs enfoncés dans l'épiderme chez le genre *Coix*, il les compare aux « glandes rudimentaires » [H. SARGANT et A. ROBERTSON (151)] présentes sur le scutellum de certaines espèces (*Zea Mais*, *Coix*, *Triticum*). Ces glandes, en rappelant celles de l'épiderme foliaire, permettraient de considérer l'organe qui les porte comme une feuille embryonnaire. De plus, les glandes rudimentaires n'ont été observées sur le scutellum que lorsque celui-ci possède une vascularisation développée, par conséquent comparable à la nervation d'une feuille.

2° L'embryogénie permet également de mieux fixer les limites du cotylédon. — Dans les Liliales, que l'on peut considérer comme le groupe central des Monocotylédones, l'étage *q* tout entier est, nous l'avons vu, à l'origine du cotylédon. Chez les Joncacées, les Typhacées, les Palmiers et les Cypéracées, *q* fournit en plus de la feuille cotylédonaire la partie hypocotylée dans son ensemble (*phy* + *pvt* + *iec*). Le cas des Graminées est intermédiaire, les quadrants ne donnant naissance qu'au cotylédon et au point végétatif.

Si les premières figures de l'embryogenèse sont nettes sur ce point, l'étude des stades ultérieurs montre que le cotylédon ainsi défini ne correspond qu'à une partie du futur scutellum, celle qui est innervée par le faisceau vasculaire médian. La partie hypocotylée (étage *m* et peut-être la partie supérieure de *n* : voir le paragraphe traitant de la racine) située dans le prolongement du cotylédon suit l'accroissement de ce dernier, s'élargissant par cloisonnement cellulaire, et même, chez les Panicoïdées, développe sur la face interne de la coléorhize un rebord appelé « talon » (embryon plagiodesme) ; lorsque les lèvres cotylédonaire (ligule ou « écaille ventrale ») du scutellum s'accroissent jusqu'à envelopper toute la plumule (Maïs, *Ehrharta*), il en va de même de la base scutellaire provenant de l'hypocotyle.

Le scutellum apparaîtrait ainsi comme une formation à l'origine embryogénique double. Cette opinion rejoint quelque peu celles de L. BOYD (23), E. SARGANT et A. ARBER (152), qui considèrent cet organe comme formé de deux parties intimement soudées, l'une ayant fonction de suçoir et l'autre représentant la « partie ligulée » du cotylédon ; celle également de L. RICHARD (145) et de ses élèves pour qui le scutellum est une excroissance trophique de la tigelle.

A l'appui de cette théorie, rappelons le comportement de l'embryon chez

les *Posidonia* : dans ce genre, le cotylédon ne diffère pas des autres feuilles, et le rôle du suçoir est reporté sur l'hypocotyle hypertrophié (Pl. XLI, fig. 2) ; de même, au cours de recherches personnelles, nous avons constaté, ainsi que l'avait fait C. LA RUE en 1936 sur le *Zizania aquatica* L. (99), que

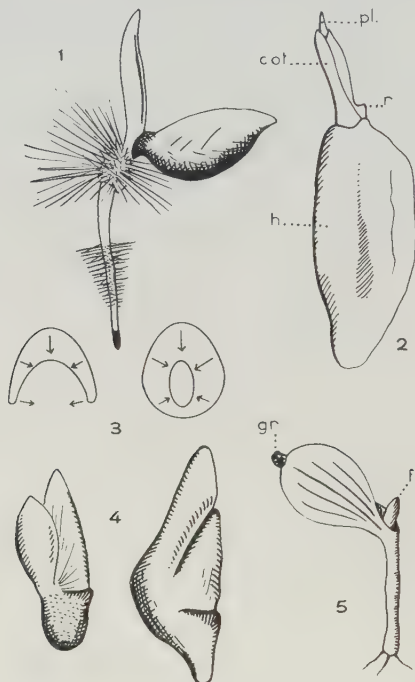


PLANCHE XLI.

FIG. 1. — Germination du *Phalaris canariensis* montrant les poils absorbants de la coléorhize et de la racine séminale (Gr. : 6) [d'après Jacques FÉLIX (88)].

FIG. 2. — Germination du *Posidonia oceanica* Delile. *r*, racine ; *h*, hypocotyle ; *cot*, cotylédon ; *pl*, plumule [d'après J. VELENOVSKY (197)].

FIG. 3. — Mode de formation du coléoptile (schématisé).

FIG. 4. — Embryon d'*Ægyllops ovata* L. A droite, embryon normal après extraction du caryopse ; à gauche, embryon, vieux de dix jours, développé sur milieu de culture (Gr. : 20).

FIG. 5. — Germination de *Tapeinochilus pungens* Miq. La pointe seule du cotylédon reste incluse dans la graine pendant que son limbe joue un rôle assimilateur ; *f*, première feuille ; *gr*, graine [d'après C. GATIN (62)].

des jeunes embryons d'*Ægyllops ovata* L., extraits du sac embryonnaire et mis à pousser sur un milieu de culture approprié (1), voient leur scutellum se réduire à une écaille représentant la partie cotylédonaire proprement dite (Pl. XLI, fig. 4) ; dans ces conditions particulières de croissance,

(1) Nous avons utilisé le milieu gélosé de NITSCH (121).

l'hypocotyle, ne jouant plus son rôle trophique, cesse de se développer en suçoir (1).

Si l'on regarde les choses de plus près, cette double origine du scutellum, qui pourrait paraître en contradiction avec la répartition des potentialités embryonnaires par blastomères et étages, n'est, en fait, que très conventionnelle. Lorsque la partie inférieure du scutellum commence à croître aux dépens de *m*, les étages embryonnaires ne sont plus guère identifiables chez les Graminées.

A ce moment, pour des raisons d'ordre physiologique, le scutellum qui a commencé à se former à partir de l'étage embryonnaire *q*, et occupe la position correspondant à celle du cotylédon chez les autres Monocotylédones, prend rapidement des caractères spéciaux, devient un *organe nouveau* n'ayant pas son équivalent dans les autres familles, et c'est cet organe qui, sous l'influence de facteurs hormonaux et nutritionnels (auxines, glucides), s'étendrait secondairement à toute la partie du corps qui borde l'albumen. Il convient de citer à ce sujet les récents travaux de S. NARAYANASWAMI (118), qui a étudié les actions de l'adénine et de l'auxine sur des cultures d'embryons du genre *Pennisetum*; dans ces conditions, le scutellum prend un énorme développement, s'étendant largement de part et d'autre de la gemmule et de la coléorhize.

Toutes ces remarques suggèrent finalement combien il faut tenir compte des conditions anormales (voir p. 552) dans lesquelles se développe le jeune sporophyte des Graminées, si l'on ne veut pas perdre de vue la signification réelle du scutellum, organe double provenant avant tout de la transformation profonde d'une feuille cotylédonaire.

Le coléoptile.

Deux conceptions, toujours actuelles, s'affrontent, nous l'avons vu, au sujet du coléoptile : pour les uns, ce n'est qu'une dépendance du cotylédon, généralement une excroissance de la base de la gaine cotylédonaire ; pour les autres, c'est une feuille modifiée.

La première façon de voir, à considérer la morphologie externe, paraît la plus naturelle : en particulier, la germination des Cypéracées, où l'étui entourant la gemmule est, sans doute possible, d'origine cotylédonaire [Ph. VAN TIEGHEM, 1872 (186), 1897 (188)], semble comparable à celle des Graminées. Par contre, les données de l'anatomie nous font envisager le problème sous un angle très différent. L'étude de la course des faisceaux libéroligneux montre les différences profondes entre les deux familles : chez les Cypéracées, c'est le *même faisceau* scutellaire qui irrigue le cotylédon et la gaine, où il dessine une anse profonde, s'accroissant lors de la germination ; au contraire, la nervure médiane du scutellum, les deux

(1) Ces faits viennent d'être à nouveau confirmés tout dernièrement (décembre 1961) par K. NORSTOG sur l'*Hordeum vulgare* L. (125).

nervures du coléoptile des Graminées sont des *faisceaux indépendants* se terminant en cul-de-sac dans chacun de ces deux organes [Ph. VAN TIEGHEM (188)]. A la germination, la croissance de l'axe épicotylé éloigne les insertions du coléoptile et du scutellum (jusqu'à 20 cm chez le *Coix*) ; il n'en devient que plus difficile d'affirmer que ces deux organes, possédant leur propre vascularisation, sont les deux parties d'une même entité morphologique.

La cause aurait sans doute été définitivement entendue si un argument embryogénique n'avait obscurci le problème : les premiers auteurs, et notamment J. HANSTEIN (79), admirent, en effet, que la lèvre supérieure du coléoptile naissait aux dépens des cellules épidermiques de la base du futur cotylédon, avant même que le point végétatif de la tige ne soit apparu. Ils admettaient que le coléoptile dépendait étroitement du scutellum.

Les travaux remarquables de R. SOUÈGES confirmèrent cette façon de voir, mais, prudent et sans doute conscient des difficultés relatives à l'interprétation de l'embryon des Graminées, cet auteur se garda de toute tentative d'explication. Le *Poa annua*, qu'il étudie, est avantageux par la régularité de son développement aux premières générations embryonnaires. Par contre, l'interprétation des stades âgés est rendue difficile par l'extension rapide de l'étage *q* avant tout début de différenciation cotylédonaire. C'est pourquoi, certainement, R. SOUÈGES n'a pas voulu se prononcer de façon définitive sur le niveau d'insertion de la lèvre supérieure du coléoptile : « Elle tire son origine, nous dit-il, *selon toute apparence, de l'étage l'* » ; par contre, il indique nettement que la lèvre inférieure naît à partir de l'étage *m*. Ainsi le coléoptile aurait-il eu une origine mixte, les étages *q* (par *l'*) et *m* intervenant dans sa construction. La nature réelle de cet organe, si l'on voulait bien y réfléchir, n'en était que plus mystérieuse ; d'autant plus que c'est sur les coupes longitudinales seulement que le coléoptile semble résulter de la soudure de deux lèvres allant l'une vers l'autre (voir p. 530). Il naît, en réalité, comme on peut s'en assurer par l'examen, à la loupe, d'embryons extraits de leurs graines, d'une proéminence en forme de croissant (fig. 3, Pl. XLI) dont les pointes se rapprochent peu à peu, tandis que, en même temps, la bordure interne de l'émergence s'accroît, jusqu'à former une coupole percée au sommet d'une petite fente qui va se rétrécissant [A. ANDERSON (4), M. YAKOVLEV (206)]. Nous avons nous-même vérifié ce mode de développement ; à aucun moment, on ne peut discerner une dualité d'origine. C'est ce que confirment formellement les données embryogéniques que nous avons précédemment exposées (chapitre III) : l'étage issu des quadrants engendre le cotylédon, mais aussi la future gemmule, ainsi que les deux lèvres du coléoptile. Ce dernier, qui correspond dès lors à une unité morphologique, a foncièrement la même origine que le point végétatif qu'il recouvre.

D'après l'ancienne théorie, le coléoptile semblait vraiment être une dépendance du scutellum, puisque sa lèvre supérieure provenait, en principe, de *ca* ; il ne pouvait pas être ontogénétiquement associé à la

gemmule qui, elle, était issue de l'étage *m*. Il en va tout différemment avec l'interprétation nouvelle que nous avons pu donner des faits. *Le coléoptile paraît bien plus former un tout organique avec le bourgeon qu'il protège ; il est logique d'y voir, profondément transformée, la première feuille du point végétatif.*

Toujours sous l'angle de l'embryogenèse, on peut objecter, ainsi que le fait W. WORSDELL (203), s'appuyant sur les travaux de F. HEGELMAIER et de J. HANSTEIN, c'est-à-dire sur des études réalisées chez les Festucoïdées, que le coléoptile, précédant toujours l'ébauche gemmulaire, naît de la base du cotylédon, alors qu'un sillon notable le sépare déjà du futur bourgeon. L. BOYD a déjà fait remarquer que le cas n'est pas isolé chez les Monocotylédones (23). Bien plus, nous avons montré que la formation du coléoptile ne suivait pas, chez les Panicoïdées-Chloridoïdées, les mêmes règles : aucune séparation préalable n'apparaît entre le point végétatif proprement dit et le coléoptile qui se présente ici comme un renflement, à la façon de la première feuille chez les autres Monocotylédones.

C'est là tout ce que peut valablement nous fournir l'embryogénie : en l'absence d'une certitude, une forte présomption de l'origine foliaire du coléoptile. Il convient de recourir à d'autres critères pour décider finalement de la nature de cet organe.

Ceux-ci, J. REEDER (139) les apporta en 1953 ; ce chercheur montre que, chez l'embryon du *Streptochæta*, le coléoptile est ouvert au sommet, ses bords libres se recouvrant l'un l'autre, à la manière des autres feuilles de la plumule, et respectant notamment l'alternance bord recouvert, bord recouvrant. De plus, à côté des deux faisceaux cribrovasculaires latéraux qui parcourent normalement cet organe, on en observe deux autres qui sont latéraux, ainsi qu'une nervure ventrale et médiane adossée à celle du scutellum. Le coléoptile acquiert alors la nervation classique d'une feuille.

Chez le *Streptochæta*, il est vrai, l'axe vasculaire dorsal s'atrophie rapidement, et comme jusqu'alors on avait noté assez souvent la présence de plusieurs nervures dans le coléoptile [P. KENNEDY (95), J. PERCIVAL (128), G. AVERY (8), M. YAKOVLEV (207)], mais jamais d'un faisceau médian, un doute pouvait subsister. J. REEDER le leva en 1956 en décrivant chez le *Jouvea pilosa* Scribner un coléoptile, lui aussi ouvert au sommet à la façon d'une feuille, et surtout possédant une nervure médiane fortement développée. Le fait, quant à la généralité de l'interprétation, est d'autant plus remarquable que les genres *Streptochæta* et *Jouvea* occupent, dans les différents systèmes, des positions passablement éloignées.

Ces observations enlèvent toute valeur aux critiques de W. WORSDELL (203), pour qui le coléoptile avait une structure trop différente des autres feuilles ; des cas similaires, bien que moins marqués, se rencontrent dans l'ensemble de la classe des Monocotylédones : chez les Zingibéracées, les deux premières feuilles ont souvent une forme et une nervation plus simple que celles qui leur succèdent (*Hedychium Gardnerianum* Griff., *Alpinia*

calcarata Rosc...). La première feuille de quelques Iridacées (*Crocus*, *Romulea*) forme un étui clos ; chez le *Crocus speciosus* Bieb., par exemple, on y compte quatre faisceaux vasculaires à la base, tandis que la feuille suivante en possède cinq et montre deux invaginations, typiques de la feuille adulte ; les genres *Nephtytis*, *Cryptocoryne* (Aroïdées), le *Dioscorea repanda* Blume présentent des particularités analogues (23).

Il convient, enfin, de signaler la présence fréquente d'un bourgeon axillaire, situé à l'aisselle du coléoptile, du côté du scutellum (*Avena*, *Hordeum*, *Coix*...). Par son léger déplacement sur le côté, notamment, ce bourgeon est absolument comparable à celui des feuilles suivantes, où tout se passe comme si le bord recouvrant de la feuille chassait légèrement le bourgeon sur le côté de la marge recouverte de la feuille [Ph. VAN TIEGHEM (186)]. La présence de ce bourgeon, dont la plupart des théories ne soufflent mot, est difficilement explicable si l'on ne voit pas dans le coléoptile une feuille modifiée. De même, chez de nombreuses céréales, non seulement les bourgeons situés à l'aisselle des feuilles du plateau de tallage donnent des talles, mais aussi celui qui se situe à l'aisselle du coléoptile [talle du coléoptile (1) (128)].

De ces faits réunis, il ressort que la nature foliaire de cet organe peut difficilement être mise en doute. Quant à la forme en étui du coléoptile, on peut lui trouver une explication. Pour une raison qui nous échappe, il semble que les points végétatifs des Monocotylédones aient besoin, au premier temps du développement, d'être enclos plus ou moins profondément dans une gaine ; ce rôle est normalement dévolu à la base de la feuille cotylédonaire ; dans le cas des Graminées, le scutellum s'étant par trop spécialisé dans ses fonctions de suçoir, l'évolution a reporté secondairement ce rôle sur la première feuille du bourgeon ; notamment, à la germination, le coléoptile se présente comme un générateur d'auxine.

Le mésocotyle.

Le mésocotyle est très généralement considéré par les auteurs récents comme le premier entre-nœud de la plantule. C'est l'opinion, en particulier, de H. GUTTENBERG qui, persistant à voir dans le coléoptile une dépendance du cotylédon, devrait cependant, en bonne logique, à l'instar de ses devanciers, y voir le nœud scutellaire allongé ; il se tire habilement de cette difficulté, nous l'avons vu, en supposant que le méristème intercalaire de l'entre-nœud entraîne, lors de sa croissance, l'anneau méristématique générateur du coléoptile ; mais aucune preuve ontogénique ne peut être donnée de ce phénomène.

(1) Du fait de son apparition précoce, la talle du coléoptile a pratiquement la même valeur que la tige principale. Cette particularité permet, à des variétés dont le point végétatif a été détruit par le froid, de repartir ; la formation d'une talle du coléoptile est par suite un caractère cultural important.

L'embryogénie n'est pas apte, d'ailleurs, à nous fournir ici beaucoup de renseignements : le mésocotyle, qui n'apparaît le plus souvent qu'à la germination (Festucoidées), est une disposition tardive relevant plus de l'organographie que de l'ontogenèse embryonnaire.

En fait, il ne se pose guère de problème, depuis les remarquables travaux de G. AVERY (9) sur la vascularisation de cet organe (voir Pl. II). Pourtant, W. BROWN, tout récemment (32), conteste que le mésocotyle soit un entre-nœud car, dit-il, la zone de croissance de cet organe se trouve située au sommet, alors que, dans les entre-nœuds suivants, elle est basale. Il considère finalement le mésocotyle comme un organe propre aux Graminées, et il ajoute, dans le « résumé » de son travail, qu'il est analogue à l'hypocotyle des Dicotylédones (*The mesocotyl is analogous to the hypocotyl of the dicotyledones*).

Quant à la position, au sommet, du méristème du mésocotyle, il est un fait que la zone de croissance des entre-nœuds suivants se trouve à leur base. C'est une des particularités des Graminées ; le plus souvent, chez les plantes, le méristème intercalaire se trouve au sommet des entre-nœuds (57) ; ainsi, la singularité se trouve-t-elle peut-être résider plus au niveau du chaume qu'à celui du mésocotyle. Quoi qu'il en soit, la croissance de cet organe par le sommet traduit certainement une adaptation remarquable des Graminées aux conditions de leur germination. Comme l'écrit H. PRAT (133), dont les observations ne semblent pas avoir été utilisées, « le fonctionnement de la zone de croissance du mésocotyle est sous la dépendance immédiate de l'éclairement qui ralentit ou arrête son allongement selon l'intensité employée. Cette influence est d'autant plus directe et brutale que cette zone de croissance, fait exceptionnel chez les Graminées, est privée de toute protection par des pièces foliacées. La longueur de l'organe peut ainsi varier pour le Maïs de 5 mm en lumière continue à 5 cm à l'obscurité (chez le *Coix*, respectivement 5 mm et 20 cm). Il y a là un dispositif favorable à l'enracinement du premier entre-nœud à fleur de sol : lorsque le grain est profondément enfoncé en terre, le mésocotyle s'accroît jusqu'à ce que son sommet parvienne à la lumière. A ce moment, la zone de croissance, éclairée, cesse de s'allonger et le premier nœud fournit ses racines adventives. Quand le grain est semé en surface, le mésocotyle reste court. »

Le mésocotyle apparaît en définitive comme un organe hautement spécialisé, propre en ce sens aux Graminées, mais il nous paraît difficile d'y voir autre chose que le premier entre-nœud de la plante.

L'épiblaste.

L'épiblaste a été interprété de manières fort diverses. Rappelons brièvement qu'on a pris cet organe soit pour une excroissance, sans signification particulière, du cotylédon ou de l'axe embryonnaire (J. HANSTEIN, 1870 ; E. SARGANT et A. ARBER, 1915), de la coléorhize (L. RICHARD,

1811 ; A. SCHLICKUM, 1896 ; G. AVERY, 1930 ; A. ARBER, 1934 ; K. GÖBEL, 1905 ; W. BROWN, 1959) ; soit pour une dépendance cotylédonaire telle qu'une ligule (L. BOYD, 1931 ; L. BOYD et G. AVERY, 1936 ; R. McLEAN et W. IVIMEY-COOK, 1956) ou une auricule (E. WORSDELL, 1916), ou une gaine (L. EMBERGER, 1960) ; ou bien encore pour une feuille (J. PERCIVAL, 1927), une feuille virtuelle axillant la plumule (H. JACQUES-FÉLIX, 1957) ou même une feuille cotylédonaire, l'épiblaste étant alors généralement interprété comme le deuxième cotylédon de la plante (A. POINTEAU, 1809 ; C. MIRBEL, 1815 ; P. TURPIN, 1819 ; A. DE CANDOLLE, 1827 ; G. BISCHOFF, 1830-1834 ; C. MIRBEL et E. SPACH, 1839 ; E. WARMING, 1895 ; E. HACKEL, 1887 ; E. BRUNS, 1892 ; Ph. VAN TIEGHEM, 1897 ; P. KENNEDY, 1899 ; W. CANNON, 1900 ; J. COULTER, 1915 ; I. ROTH, 1955 ; M. YAKOVLEV, 1957), rarement comme le premier (P. BUGNON, 1921 ; M. Mc CALL, 1934).

1^o Cette énumération montre que *la faveur des auteurs va à l'épiblaste considéré comme une feuille cotylédonaire*. — Un premier obstacle apparaît : l'épiblaste est loin d'être une formation constante ; on ne le rencontre pas, en particulier, chez les Panicoïdées. Mais surtout on n'a jamais pu observer ne serait-ce que les vestiges d'une innervation. Conscient de cette difficulté, Ph. VAN TIEGHEM, un an avant de soutenir que cet organe représentait une feuille, publia un « mémoire sur l'existence de feuilles sans méristème dans la fleur de certaines phanérogames » (187). C. WARDLAW, récemment (198), indique que des préfeuilles dépourvues de nervures se rencontrent chez les Cryptogames vasculaires ; mais, à propos de l'appareil végétatif des Phanérogames, aucun cas semblable n'a pu être rapporté. De même H. JACQUES-FÉLIX (1958) souligne que « l'on doit voir des connexions, consécutives aux divergences foliaires, où l'on supposait des « bifurcations » déterminantes de ces divergences » (89), ce qui, pour lui, explique en partie pourquoi l'épiblaste, organe en régression, ne différencie pas de faisceaux vers le bas.

Tous les auteurs qui voient dans l'épiblaste un second cotylédon admettent implicitement que ces deux cotylédons se font face : « le lobule (épiblaste) est la seconde feuille de la plante diamétralement opposée à la première, au même niveau » [Ph. VAN TIEGHEM (188)]. Mais l'insertion de l'épiblaste se situe en-dessous de celle du scutellum (I. ROTH, H. JACQUES-FÉLIX). Aussi, M. Mc CALL et P. BUGNON considèrent-ils que l'épiblaste est en fait le premier cotylédon et le scutellum le deuxième.

Ces numérations des cotylédons sont, notons-le en passant, illogiques. Dans la pensée de ces auteurs, explicitement ou non, l'embryon des Graminées est comparé à celui des Dicotylédones, où les deux premières feuilles ont rigoureusement la même valeur (1). On peut encore parler de « second » cotylédon pour l'épiblaste, « second » ayant ici visiblement le sens d' « autre », sans idée de succession ; il n'en est pas de même lors-

(1) On sait que, dans la théorie de la phyllorhize (G. CHAUVEAUD, F. PELLISSIER, M. FOURCROY, G. BOUVRAIN), les deux cotylédons d'un embryon dicotyléne sont pas rigoureusement homologues, mais aucun des auteurs précités ne se réfère à cette conception émise relativement récemment.

qu'on lui donne le rang de première feuille ; il faut alors admettre qu'à côté des embryons mono- et dicotylés, il existe une troisième sorte d'embryon ; c'est ce que faisait Ph. VAN TIEGHEM, qui classait les Phanérogames en trois classes : Monocotylées, Dicotylées et Anisocotylées (du grec *ἀνισος*, inégal, et *κοτύλη*, cotylédon), cette dernière composée des seules Graminées. Il apparaît alors étrange que cette famille, visiblement très spécialisée, n'ait pas été précédée d'autres, plus primitives, où l'on pourrait trouver trace de ce premier cotylédon (188).

Mais c'est l'étude de l'ontogenèse embryonnaire qui, en précisant à quel niveau s'insère l'épiblaste, apporte les arguments les plus forts contre la nature foliaire de cet organe.

R. SOUÈGES, en 1924, fut le premier à montrer que l'épiblaste prenait naissance à partir de l'étage n du proembryon ; H. GUTTENBERG et ses élèves (70) confirmèrent ces résultats en 1954 (voir p. 509) ; nous avons observé pour notre part cette même origine chez toutes les espèces étudiées (1). L'épiblaste *prend ainsi naissance à partir du même étage que la coiffe, c'est-à-dire d'une région bien trop basse pour porter des feuilles*, même si, comme nous le verrons au prochain paragraphe, ce que nous appelons racine chez l'embryon des Graminées n'est qu'une racine adventive (il en résulte que l'étage n constitue au moins une partie de l'axe hypocotylé).

Encore plus catégoriquement, l'embryogénie interdit d'y voir le second cotylédon ; l'épiblaste qui provient de n ne peut être l'homologue du scutellum issu de q . Ceci se traduit d'ailleurs dans le temps, comme l'ont souligné I. ROTH et W. BROWN, indépendamment de toute considération de filiation des étages : l'épiblaste est une formation tardive, apparaissant en dernier lieu, lorsque l'embryon muni de son scutellum latéral, de son coléoptile, de sa gemmule et de sa racine, est déjà virtuellement organisé. Ajoutons que la croissance de l'épiblaste due aux cloisonnements de deux cellules sous-épidermiques superposées, puis au jeu d'une initiale épidermique, n'est comparable ni à celle des feuilles du bourgeon gemmulaire, dont l'origine est uniquement épidermique, ni à celle du scutellum, qui fait intervenir trois cellules au lieu de deux [I. ROTH, 1957 (147, 146)].

2° Peut-on plus facilement voir dans l'épiblaste une dépendance du scutellum ? — Ce dernier étant considéré dans son ensemble comme une feuille, l'épiblaste en représente la gaine ou la ligule. L'embryogénie s'y oppose pour les mêmes raisons que précédemment : l'épiblaste est issu de l'étage n ; la partie cotylédonaire du scutellum est originaire de q .

(1) L'organogenèse de l'embryon est déjà très avancée lorsque l'épiblaste apparaît ; on pourrait arguer, comme nous l'avons fait pour le scutellum, qu'à ce stade où les étages proembryonnaires ne peuvent plus être valablement reconnus, les lois de l'embryogénie ne peuvent plus se vérifier. L'observateur possède heureusement ici des points de repère (voir chap. I, p. 499) : les initiales du cylindre central et de l'écorce du sommet radulaire issus de l'étage m , et les initiales de la coiffe engendrées par l'étage n . Ces repères, très proches du lieu de formation de l'épiblaste, permettent d'affirmer, alors que les modifications dues à l'organogenèse sont encore faibles à ce niveau, que l'épiblaste est bien issu des blastomères de l'étage n .

Ajoutons que l'épiblaste n'est pas un organe constant : l'anatomie comparée de la feuille en général, et de celles des Graminées en particulier [P. BUGNON (35)], nous apprend que, lorsqu'une feuille est incomplète, c'est le limbe et jamais la gaine qui manque. L'étude morphologique montre aussi que l'épiblaste, quand il est présent, n'est qu'exceptionnellement soudé par ses bords latéraux au scutellum (*Olyra*) ; de même, lorsque les rebords du scutellum prennent un grand développement, ils se recouvrent l'un l'autre librement en avant (*Ehrharta*) : ils ne s'unissent jamais en une gaine soudée à la base du mésocotyle ; on pourra objecter que ce cas arrive chez des embryons dépourvus d'épiblaste : la gaine cotylédonaire est virtuelle, dira-t-on, et l'enveloppement de la gemmule est dû ici aux excroissances du limbe de la feuille cotylédonaire, non à sa gaine ; la subtilité de l'explication lui enlève beaucoup de valeur.

Remarquons, toutefois, qu'ayant été conduit à attribuer au scutellum une double nature, c'est l'hypocotyle hypertrophié dorsalement qui concourt à former la partie basale de ce dernier ; de même, nous avons laissé entendre que l'épiblaste, né au niveau de la coiffe, appartenait à la base de l'hypocotyle. Rien n'interdit, dès lors, de voir dans l'épiblaste non une dépendance de la feuille cotylédonaire, mais une excroissance basale de l'organe composite qu'est le scutellum. Seulement il n'y a pas habituellement de continuité entre ces deux formations.

3° Nous croyons plutôt que l'épiblaste est une excroissance de la coléorhize. — L'épiblaste se forme, en effet, à partir du même étage proembryonnaire (n), au moment où s'individualise l'« étui de la racine ». A la germination, chez de nombreuses espèces (31, 119), il apparaît sur cet organe des poils absorbants absolument comparables à ceux qui naissent sur la coléorhize. Aucune discontinuité ne sépare d'ailleurs cette dernière de l'épiblaste et la forme des cellules est comparable dans les deux organes [W. BROWN (31, 32)].

Nous pensons que l'épiblaste n'est qu'un simple repli de la coléorhize, causé par les croissances relatives des diverses parties de l'embryon, autrement dit une protubérance destinée à combler l'espace apparu le long de la face ventrale de la graine, par la différenciation rapide de la gemmule et de la racine. Observons, à ce sujet, que, lorsque ces deux parties sont dans le prolongement l'une de l'autre, c'est-à-dire parallèles à la paroi de la graine, il n'apparaît aucun vide. Dans ce cas, il n'y a jamais d'épiblaste (Panicoïdées). Inversement, s'il se forme un angle entre l'axe de la gemmule et celui de la racine, l'épiblaste est toujours présent, et d'autant plus important en volume que l'angle est plus aigu. De même, nous noterons que lorsqu'il apparaît une seconde racine, incluse dans la coléorhize, l'épiblaste n'apparaîtrait pas, faute de place (ex : *Hordeum*). Ajoutons que cet organe ne doit pas jouer un rôle physiologique bien important : à la germination, il ne s'accroît pas ; par ailleurs, un embryon encore jeune, mis artificiellement en culture, ne développe pas d'épiblaste (99, 125).

La coléorhize.

Jusqu'à ces dernières années, la coléorhize demeurait un organe mystérieux, que l'on comparait souvent au coléoptile. « A la coléoptile correspond, dans la partie inférieure de l'embryon, la coléorhize [A. REZNIK (144)]. » L'opinion classique exposée jusque dans l'important et récent travail de I. ROTH (146) était d'y voir un organe de protection produit par l'hypocotyle.

Pourtant, dès 1951, G. PACHKOV (126), puis H. JACQUES-FÉLIX et H. GUTTENBERG, en 1957, en eurent cette conception vraiment révolutionnaire : la coléorhize représenterait l'écorce de la radicule embryonnaire dégradée ; la racine séminale qu'elle renferme serait de nature adventive.

Il est remarquable que H. JACQUES-FÉLIX soit arrivé à ces conclusions en se basant sur des déductions personnelles proches de celles de PACHKOV, quoique différentes, tandis que H. GUTTENBERG a visiblement ignoré les travaux de ce dernier (1) et ceux de H. JACQUES-FÉLIX publiés simultanément. Ajoutons que R. MACLEAN et W. IWIMEY-COOK, dans leur *Text-book of theoretical Botany* (1956) (111), et W. BROWN, dans l'article le plus récemment paru sur la question, se rallient implicitement à cette conception : « la coléorhize est le tissu qui entoure extérieurement la racine, lorsque celle-ci se forme d'une façon endogène » (32), ce que, sans en tirer de conséquence, affirmait déjà L. BOYD en 1931 (22) : « la coléorhize ne mérite pas qu'on en discute : son existence résulte clairement de la naissance endogène de la racine ».

L'opinion de G. PACHKOV, H. JACQUES-FÉLIX et H. GUTTENBERG s'appuie sur la présence occasionnelle d'une assise pilifère sur la coléorhize, observation faite déjà auparavant par G. HABERLANDT, 1886, M. NISHIMURA, 1922, R. GRAHAM, 1927, et W. HOWARTH, 1927. Ces chercheurs, et, en particulier, M. NISHIMURA, ont réalisé une étude cytologique et physiologique montrant que ces poils absorbants étaient en tous points comparables à ceux des racines. Mais c'est G. PACHKOV qui en déduira le premier la signification réelle de la coléorhize, tandis que H. JACQUES-FÉLIX soulignera combien ce fait est net chez le *Phalaris canariensis* L. (Pl. XLI, fig. 1).

Cette particularité est propre aux Graminées. C. GATIN (61) a bien observé chez quelques Palmiers (*Trachycarpus*, *Livistona chinensis* R. Br.) l'apparition de « poils absorbants » sur l'hypocotyle, mais ceux-ci, « qui favorisent l'implantation de la plantule à la germination », se rencontrent aussi sur la gaine du pétiole cotylédonaire. P. BARANOV, E. BARANOVA et N. POLUNINA, 1955 (11), 1957 (12), ont signalé chez les Myrtacées (genre *Eucalyptus* en particulier) une formation recouverte de poils absorbants qu'ils ont appelée provisoirement coléorhize, en attendant d'en connaître

(1) H. GUTTENBERG indique, à la fin de son mémoire, qu'il a eu communication des travaux de G. PACHKOV lorsque son texte était à l'impression.

la signification exacte : ce fait a peu de rapports avec l'ontogénie des Graminées ; de même, H. GUTTENBERG et ses élèves, 1957 (71, 74), se sont attachés à réfuter les assertions de C. GATIN selon lesquelles une coléorhize existerait chez d'autres Monocotylédones (Musacées, Cypéracées).

H. JACQUES-FÉLIX et H. GUTTENBERG *insistent aussi sur des critères ontogéniques* : « Chez les embryons polyrhizes, ceux de *Triticum* par exemple, l'embryon mûr montre, en plus d'une racine bien développée et libérée de la coléorhize sur toute sa périphérie, deux ébauches latérales insérées sur le nœud embryonnaire. En fait, l'examen des premières étapes de l'ontogénèse montre que cette première racine ne procède pas d'une différenciation *a posteriori* de ses tissus, mais que, née elle aussi de l'activité d'une zone méristématique située immédiatement sous le nœud embryonnaire, sa différenciation et sa libération du parenchyme cortical, qui devient la coléorhize, se déroulent consécutivement à son propre allongement. » Déjà, pour Ph. VAN TIEGHEM et H. DOULIOT (55), l'ontogénie de la racine terminale est identique à celle des racines latérales et des radicelles ; ils ajoutent qu'« il est probable que la racine terminale naît de la calotte péryclyclique qui termine le cylindre central à la base de la tige » (88), ce que confirment H. GUTTENBERG et ses élèves (71). Chez l'*Hordeum vulgare*, l'embryon présente à maturité quatre à huit racines séminales sensiblement équivalentes, insérées en couronne sur le nœud embryonnaire. Dans l'embryon de *Coix Lacryma-Jobi* (Pl. XXXV, fig. 19 à 22), les ébauches de trois ou quatre racines superposées font successivement suite à l'ébauche de la première racine. Toutes ces ébauches proviennent de l'activité de la même zone méristématique basale et, bien entendu, les racines doivent se libérer progressivement de la coléorhize. Des faits comparables s'observent chez l'*Ehrharta calycina* (Pl. XXV, fig. 18 à 20).

Remarquons d'ailleurs que ces racines adventives superposées naissent chez des embryons dont l'organisation se poursuit plus loin que celle de la majorité des Graminées, ainsi que le traduisent chez le *C. Lacryma-Jobi*, par exemple, la taille du jeune sporophyte, le nombre des feuilles individualisées dans la gemmule, les ramifications du faisceau scutellaire... L'apparition des racines secondaires adventives apparaît seulement comme une marque supplémentaire de cette organisation poussée, donnant à penser que, si les autres embryons de Graminées arrivaient à un pareil degré de développement, de semblables racines pourraient y être observées. D'ailleurs, H. JACQUES-FÉLIX a réalisé l'expérience inverse : il raccourcit expérimentalement le développement chez le *C. Lacryma-Jobi* et obtient un embryon ne possédant qu'une racine principale (voir p. 548).

Ces faits conduisent à penser que ces racines séminales ne constituent pas la radicule vraie et que, par leur naissance sur l'hypocotyle, elles sont de nature adventive. C'était d'ailleurs, dès 1894, l'opinion de H. BAILLON, qui écrivait de l'embryon des Graminées en général qu'il avait « une base conique de laquelle naissent des racines adventives, dont une plus centrale et plus volumineuse ».

H. GUTTENBERG fait, de plus, remarquer que la prétendue racine primaire de l'embryon des Graminées a souvent une course oblique dans la coléorhize, qu'elle perce latéralement à la germination, par exemple chez le *Cornucopiæ cucullatum*; il souligne surtout que son assise pilifère n'est pas en continuité avec le dermatogène de l'embryon, contrairement à ce qui se passerait s'il s'agissait d'une véritable radicule.

Notre propre étude a confirmé ces données de l'ontogenèse : nous croyons que la nature endogène de la racine de l'embryon des Graminées laisse désormais peu de doute : la coléorhize issue de l'étage proembryonnaire *n*, formant la partie basale de l'axe hypocotylé, représenterait l'écorce de la radicule embryonnaire devenue non fonctionnelle (1). Ceci résulterait du développement précoce et prépondérant de la plumule, d'où une atrophie secondaire de la racine principale insuffisamment nourrie [L. BOYD (23)]. Nous pensons aussi qu'il traduit l'importance évolutive donnée de plus en plus aux racines adventives, seules capables d'assurer à la germination un enracinement rapide et fort ; parallèlement, la radicule primaire perd peu à peu ses fonctions jusqu'à devenir un organe résiduel.

La genèse des racines dans l'embryon des Palmiers permet de mieux saisir les étapes de cette évolution. Dans cette famille on note, en effet, une même tendance à la régression fonctionnelle de la racine principale qui, dans l'embryon, ne se différencie pas ; tout au plus peut-on distinguer une future zone méristématique, mais les trois groupes d'initiales au sommet n'apparaîtront qu'à la germination, du deuxième au quatrième jour [H. GUTTENBERG (71)]. Chez les Graminées, accentuant encore la tendance évolutive à la régression, les histogènes ne se forment plus.

En outre, la racine principale des Palmiers est, le plus souvent, grêle et éphémère [c'est le cas, en particulier, de toutes les germinations admotives (2), analogues à celles des Graminées]. Très vite elle est remplacée par des racines adventives de deux sortes [C. GATIN (61)] ; les unes, grêles et qui naissent plusieurs à la fois, se produisent à la base de la première racine, mais non dans le prolongement de la gemmule (*Phoenix*) ; nous les comparons aux racines secondaires latérales des embryons de Graminées (Avoine, Orge, Blé...); les autres, isolées, sont au moins aussi grosses,

(1) Selon toute vraisemblance, les initiales de la radicule embryonnaire devenue non fonctionnelles se formaient, à l'origine, aux dépens de la partie la plus inférieure de l'étage *n*, avec, éventuellement, participation des éléments supérieurs de l'étage *o* (partie centrale de la coiffe) ; ceci par analogie avec la formation des initiales de l'extrémité radiculaire chez les Liliacées, famille dont on peut le plus rapprocher les Graminées.

Soulignons à ce sujet que les légendes de toutes nos planches ayant trait aux Graminées et relatives à la position des initiales du cylindre central, de l'écorce et de la coiffe se rapportent, dans cette hypothèse, aux initiales d'une racine adventive. En toute logique, il conviendrait de leur donner des appellations nouvelles, puisque celles-ci ne donnent pas naissance à la coiffe, au périlème et au plérome de l'embryon, mais n'engendrent que ces mêmes tissus dans la racine adventive : c'est ainsi, nous l'avons noté, qu'il n'y a aucune continuité entre le dermatogène de l'embryon et celui de la racine.

(2) Terme dû à MARTIUS, L. RICHARD et repris par C. GATIN dans son étude des Palmiers ; c'est le « mode de germination des Monocotylédones dans lequel la plantule se développe tout contre la graine »

même presque toujours plus grosses que la racine principale ; elles se situent dans le prolongement de la gemmule et jouent rapidement le rôle de racine principale (*Washingtonia*) ; nous les identifions à l'unique racine rencontrée le plus généralement chez les Graminées. Enfin, chez certaines espèces (*Trachycarpus*), toutes les racines latérales sont à peu près de la même grosseur que la première racine et prennent un développement égal au sien. Ce comportement peut se comparer à celui des *Hordeum*, avec leurs huit racines rayonnantes, des *Coix*, des *Ehrharta*...

Le parallélisme que l'on peut établir à ce sujet entre les Graminées et les Palmiers, assurément plus primitifs, éclaire ainsi les stades par lesquels est passé l'embryon des Graminées avant d'acquérir sa structure actuelle hautement spécialisée : au terme de cette évolution, rien n'interdit de dire que la coléorhize, reste de l'écorce de la radicule primaire, a pris secondairement la fonction d'un organe de protection, favorisant la pénétration de la plantule dans le sol.

CONCLUSIONS

Quelle est finalement, à la lumière des données de l'embryogénie, la structure générale de l'embryon des Graminées ? On peut ainsi la définir : le scutellum est le cotylédon différencié en suçoir et prolongé à sa base par une excroissance de l'hypocotyle ; le coléoptile est la première feuille, modifiée, de la plantule et le mésocotyle son premier entre-nœud ; la coléorhize, dont l'épiblaste n'est qu'un appendice, est l'écorce de la radicule embryonnaire dégradée ; la racine ou les racines qu'on y observe sont d'origine adventive.

Nous arrivons, de cette façon, à une interprétation satisfaisante. L'embryogénie, tout en s'aidant largement des autres disciplines, morphologie, organographie, a permis de faire un choix souvent décisif entre les multiples interprétations que ces sciences nous proposaient. Des structures aussi évoluées, modifiées, que le scutellum, le coléoptile et la coléorhize, cessent de devenir des énigmes. Feuilles et racines constituent les membres banaux de tout embryon, ici spécialisés, modelés par le jeu d'une remarquable évolution.

Les grandes lignes de celle-ci se révèlent à la lumière des recherches de L. BOYD qui, en 1932, fit une étude d'ensemble des germinations de Monocotylédones (23) ; les Graminées, qui paraissent, à cet égard, la famille la plus perfectionnée, se caractérisent par de nombreuses adaptations (Pl. XLII) :

a. *Acquisition de la germination hypogée*, qui assure une protection de la plumule et un enracinement plus précoce, d'où, parallèlement,

b. *Un développement plus rapide et plus fort de la plumule* qui, en l'absence de cotylédon assimilateur, devra rapidement devenir un organe capable de photosynthèse ;

c. *Différenciation d'une partie du cotylédon* qui se développe en gaine close protégeant de plus en plus efficacement la plumule ; chez les Graminées, cette gaine cotylédonaire est restreinte, le coléoptile ayant acquis secondairement ce rôle de protection ;

d. *Diminution progressive de l'importance de la radicule*, qui apparaît en définitive comme un organe non distinct avec, comme corollaire, l'apparition précoce de racines adventives ;

e. *Économie progressive du système vasculaire* qui se trouve de plus en plus réduit, permettant un transport plus rapide des aliments ;

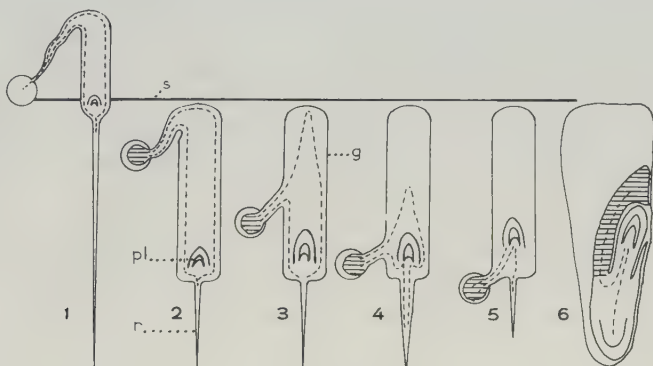


PLANCHE XLII.

FIG. 1 à 6. — Plantules de Monocotylédones montrant le passage de la germination épigée (1), telle qu'on la rencontre chez de nombreuses Liliacées, à la germination hypogée ; on observe corrélativement une réduction de l'appareil vasculaire (indiqué en ligne pointillée). La germination de quelques Liliacées (2), celle des Commelinacées (3) et celle des Zingibéracées (4 et 5) représentent des étapes intermédiaires ; en 6, le caryopse de l'*Avena* a essentiellement la même structure qu'en 5 (schématique) ; *pl*, plumule ; *g*, gaine cotylédonaire ; *r*, radicule ; *s*, surface du sol [d'après L. BOYD (23)].

f. *Tendance à la formation d'un embryon de plus en plus développé avant la germination* ; ce point est particulièrement net chez les Graminées ; aucune autre famille du règne végétal ne pousse aussi loin un développement à l'intérieur de la graine ; à maturité, la plumule embryonnaire possède plusieurs feuilles ; le premier entre-nœud est souvent apparu (mésocotyle) ; le scutellum ayant été déjeté latéralement, gemmule et radicule sont en place pour commencer leur croissance et, selon notre conception, une ou plusieurs racines adventives sont déjà formées ; en fait, les premiers stades de la germination, notamment l'alignement de la gemmule et de la radicule, perpendiculairement au sillon, ont lieu chez les Graminées, dans l'intimité même de la graine. C'est là une remarquable donnée évolutive : sur ce point, la famille est une des plus perfectionnées du monde végétal ; ceci explique sans doute en partie l'importance phytogéographique qu'elle a prise.

*
* *

Tel nous apparaît en définitive, hautement adapté, mais à partir des structures simples de tout embryon monocotylédoné, l'embryon des Graminées.

En dernière analyse, nous rejoignons, quant au scutellum et au coléoptile, les premières idées qui furent historiquement émises, en particulier celle de C. BRISSEAU-MIRBEL en 1809, réaffirmée en 1815 ; nous ne pouvons que souligner l'intuition géniale de ce premier observateur, démunie de toutes les données qui sont actuellement en notre possession. Il nous semble aussi que ces idées étaient celles du bon sens, celles qui s'imposent le plus lorsque l'on compare l'embryon des Graminées à ceux des autres Monocotylédones ; malgré tout, elles ont été peu soutenues en comparaison des autres. G. AVERY en 1930 et L. BOYD en 1931-1936 en ont été les principaux défenseurs. L. EMBERGER les reprend dans son tout récent *Traité de Botanique*, 1960 (58).

Un fait est à noter : tous les observateurs, auteurs de travaux originaux, qui ont soutenu cette façon de voir, l'ont basée sur des études de germination : ainsi M. SCHLEIDEN (*Avena*), H. SCHACHT (*Agropyrum*), V. DEMOOR (étude générale), L. BOYD et G. AVERY (étude d'ensemble et comparative), L. RANDOLPH (Maïs), Ch. T. YUNG (Riz), N. MULLENDORE (*Brachypodium*) : dans tous les cas, la nature foliaire du scutellum et du coléoptile ne leur laissait aucun doute.

Si cette interprétation de l'embryon des Graminées, en somme la plus intuitive et la plus rationnelle, ne s'est pas imposée, c'est, on doit le reconnaître, qu'elle contrevient aux lois de la phyllotaxie. Les feuilles sont distiques chez les Graminées et la première feuille verte de la plantule devrait être opposée au cotylédon. Elle est adossée chez les Graminées, ce qui ne semble jamais avoir été observé (1) chez les autres Monocotylédones. C'est cet impératif de la phyllotaxie qui a conduit invinciblement la majorité des auteurs à considérer l'épiblaste comme un deuxième cotylédon.

Nous sommes pleinement conscient de cette difficulté. Mais, après les travaux de J. REEDER, et nos recherches personnelles, il est évident que le coléoptile doit être définitivement considéré comme une feuille ; d'autre part, l'embryogénie interdit formellement de considérer l'épiblaste comme une feuille et encore bien moins comme un second cotylédon. Il est difficile aussi, à moins d'isoler complètement les Graminées des autres Mono-

(1) D'après un dessin de L. BOYD (23), la première feuille de la plantule chez le *Bilbergia zebrina* Lindl. serait adossée au cotylédon ; confirmant cette façon de voir, le même auteur et AVERY, en 1936, donnent une coupe longitudinale d'un stade de la germination chez cette espèce. Cette coupe, qui n'est d'ailleurs qu'un schéma, ne nous semble pas probante ; nous n'avons pas pu nous procurer de graines de *B. zebrina*, mais nous avons pu contrôler sur des espèces voisines (*Vriesea psittacina* Lindl. *Aechmea splendida* Hort, *Guzmania* sp.) que le cotylédon était toujours opposé à la première feuille de la plantule.

cotylédones et de créer pour elles une classe nouvelle, de ne pas voir le cotylédon dans le scutellum.

Refuser ces évidences nous semblerait beaucoup plus regrettable que de contrevenir au dogme de la phyllotaxie.

Car, à y bien réfléchir, si l'on connaît la fixité relative de ces lois dans les séquences foliaires, on ne sait guère si elle joue toujours pour les premières feuilles, et plus précisément pour les deux premières.

Pourquoi, chez les mêmes Graminées, où la disposition distique des rameaux végétatifs comme celle des épillets s'établit, par rapport à la bractée mère, d'abord transversalement avec une divergence de passage de 90° , les rameaux feuillés nés à la base du coléoptile du *Coix Lacryma-Jobi* ont-ils une disposition longitudinale (divergence de passage de 180°), de même que les glumes des *Lolium*, ce qui d'ailleurs aboutit généralement à l'avortement de celle qui est adossée à l'axe ? (188).

On notera avec encore plus d'attention que, chez le *Sagittaria sagittæfolia* L. (166), l'insertion tristique des feuilles se fait dès la première feuille située à 120° du cotylédon, tandis que, chez l'*Alisma plantago* L., plante voisine, la première feuille est située à 90° (58, 146). Chez les Cypéracées, l'insertion $1/3$, si remarquable dans ce groupe, ne débute qu'à partir de la seconde feuille, elle-même diamétralement opposée au cotylédon (188) ; il en est de même chez l'*Arisæma Dracuntium* Schott. et l'*Arum maculatum* L. (62).

L'insertion de la première feuille ne semble ainsi suivre aucune règle phyllotaxique précise : d'où la valeur toute relative des conclusions que l'on peut en déduire. L. EMBERGER dénie d'ailleurs implicitement toute importance à ces règles lorsqu'il écrit, dans son dernier ouvrage : « Chez les Graminées, la première feuille succédant au cotylédon est adossée, non abaxiale » (58). En fait, si le scutellum a, sous le rapport de la phylogénie, une origine au moins partiellement foliaire, il a néanmoins acquis, au cours d'une remarquable évolution, une structure singulière. Ce scutellum qui protège, au début, l'embryon de l'écrasement par l'albumen, puis qui lui assure une alimentation particulièrement riche, grâce à l'étendue de son suçoir, n'a, physiologiquement parlant, plus rien d'une feuille. Sous l'angle fonctionnel, on peut dire que même sa région issue de l'étage q est une sorte de prothalle assimilateur. Il n'y a dès lors rien d'étonnant à ce que le coléoptile, ou première feuille, naisse adossé ; cette position, simplifiant au maximum la course des faisceaux vasculaires, lui assure, entre autres avantages, une meilleure nutrition.

Aussi peut-on se demander en terminant ce travail si la question de la superposition du coléoptile et du cotylédon n'est pas, en réalité, un faux problème.

RÉSUMÉ

1. Les lois de l'embryogénie se révèlent fondamentalement les mêmes pour l'ensemble des Graminées (la sous-famille des Bambusoïdées n'a toutefois

pas été étudiée). L'étroite ressemblance de ces plantes est ainsi confirmée dès les premiers stades de la vie du sporophyte.

2. L'étude précise de ces lois embryogéniques, notamment l'observation rigoureuse de la formation du coléoptile et du point végétatif aux dépens de l'étage *q*, conduit à ranger les Graminées dans la première période de la classification périodique où elles se rattachent, dans la série A, au mégarchétype II. Cette famille était, jusqu'à nos propres recherches, classée dans la première série et le mégarchétype I de cette même période.

3. En définitive, l'embryon des Graminées se développe conformément aux mêmes lois fondamentales, mais des différences secondaires portant sur la division plus ou moins marquée de l'étage *q* en deux nouveaux étages *l* et *l'*, le mode d'apparition du coléoptile, les caractères du suspenseur permettent de définir deux types de développement, l'un dit festucoïde, l'autre dit panicôide; ces types embryogéniques s'observent en effet dans toute leur netteté chez les sous-familles des Festucoidées vraies et des Panicoidées vraies. Dans les autres groupes, Chloridées, Éragrostidées, Olyrées-Oryzoidées, Phragmitiformes, les caractères embryonnaires festucoides et panicoides se rencontrent plus ou moins mélangés. Par là, notre étude confirme la valeur des renseignements tirés de l'observation de l'embryon adulte par J. REEDER. Dans certains cas, les données embryogéniques permettent de préciser la position systématique d'un groupe ou d'une espèce.

4. Les processus de la segmentation embryonnaire chez les Graminées sont très différents de ceux que l'on rencontre chez les Cypéracées et les Palmiers. Les comparaisons que l'on a souvent faites entre ces trois familles ne traduisent ainsi aucune affinité réelle, mais des phénomènes de convergence. Par contre, une parenté embryogénique certaine existe entre les Liliacées, les Commelinacées et les Graminées : la souche primitive de cette dernière famille doit être cherchée au niveau des Liliiflores.

Incidentement, notre étude confirme les rapports étroits qui unissent les Joncales et les Cypéales.

5. L'étude minutieuse, tant des lois de l'embryogenèse que des premiers temps de l'organogenèse, permet de comprendre la nature profonde d'organes aussi particuliers que le scutellum, le coléoptile, l'épiblaste et la coléorhize.

6. Le scutellum différencié en suçoir et prolongé à sa base par l'hypocotyle résulte des transformations profondes subies par la feuille cotylédonnaire au cours de l'évolution. C'est, en fait, un organe nouveau, caractéristique de l'embryon des Graminées.

7. Le coléoptile est la première feuille, modifiée, de la plantule; la protection de la gemmule habituellement assurée chez les Monocotylédones par la

base du cotylédon a été reportée secondairement sur le coléoptile, d'où les caractères très particuliers de cette première feuille.

8. Le mésocotyle n'est que le premier entre-nœud de la plante, mais certains traits remarquables en font, en quelque sorte, un organe propre aux Graminées.

9. La coléorhize, dont l'épiblaste n'est qu'un appendice, est l'écorce de la radicule embryonnaire dégradée; la racine ou les racines qu'elle contient sont d'origine adventive.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. AGARDH (C. A.). — Ueber die Eintheilung der Pflanzen nach den Kotyledonen, und besonders über den Samen der Monokotyledonen (*Acta der K. Leopold. Carol. Acad. der Naturf.*, **13**, 89-112, 1826).
2. AGARDH (J. G.). — Theoria systematis Plantarum accedit Familiarum phanerogamarum in series naturales Dispositio, secundum structuræ normas et evolutionis gradus instituta (Lund, Leipzig, Paris, Londres, 1858).
3. AL AISH (M.) et BROWN (W. V.). — Grass germination response to I. P. C. and classification (*Am. journ. bot.*, **45**, 16-23, 1958).
4. ANDERSON (A. M.). — Development of the female gametophyte and caryopsis of *Poa pratensis* and *Poa compressa* (*Journ. agr. res.*, **34**, 1001-18, 1927).
5. ARBER (A.). — Studies in the Gramineæ. III. Outgrowths of the reproductive shoot, and their bearing on the significance of lodicule and epiblast (*Ann. bot.*, **41**, 473-88, 1927).
6. ARTSCHWAGER (E.), BRANDES (E. W.) et STARRETT (R. C.). — Development of seed of some varieties of sugar cane (*Journ. agr. res.*, **39**, 1-30, 1929).
7. AVDULOV (N. P.). Karyo-systematische Untersuchung der Familie Gramineen (*Bull. appl. bot. Suppl.*, **44**, 1-448, 1931).
8. AVERY (G. S.). — Coleoptile of *Zea Mays* and other grasses (*Bot. gaz.*, **86**, 107-10, 1928).
9. AVERY (G. S.). — Comparative anatomy and morphology of embryos and seedlings of maize, oats, and wheat (*Bot. gaz.*, **89**, 1-39, 1930).
10. BAILLON (H.). — Histoire des plantes (t. XII, Paris, 1894).
11. BARANOV (P. A.), BARANOVA (E. A.) et POLUNINA (N. N.). — Une intéressante donnée de l'embryogenèse des Eucalyptus (*Journ. bot. Acad. Sc. U. R. S. S.*, Leningrad, **40**, 99-102, 1955).
12. BARANOV (P. A.). — Coleorhiza in Myrtaceæ (*Phytomorph.*, **7**, 237-43, 1957).
13. BARY (A. DE). — Handbuch der physiologischen Botanik. III. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne (Leipzig, 1877).
14. BASHAW (E. C.) et HOIT (E. C.). — Megasporogenesis embryo sac development and embryogenesis in Dallisgrass, *Paspalum dilatatum* Poir. (*Agron. journ. U. S. A.*, **50**, 753-6, 1958).
15. BAUDE (E.). — Die Embryoentwicklung von *Stratiotes aloides* L. (*Planta*, **46**, 649-71, 1956).
16. BECK (P.) et HORTON (J. S.). — Microsporogenesis and embryogeny in certain species of *Bromus* (*Bot. gaz.*, **93**, 42-54, 1932).
17. BENNETT (H. W.). — Embryology of *Paspalum dilatatum* Poir. (*Bot. gaz.*, **106**, 40-5, 1944).
18. BENTHAM (G.) et HOOKER (J. D.). — Genera plantarum (Londres, 1862-1883).
19. BERNHARDI (J. J.). — Ueber die merkwürdigsten Verschiedenheiten des entwickelten Pflanzenembryos und ihrem Werth für Systematik (*Linnæa*, **7**, 561-613, 1832).
20. BISCHOFF (G. W.). — Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde (Nuremberg, 1830).
21. BISCHOFF (G. W.). — Lehrbuch der allgemeinen Botanik (t. I, Stuttgart, 1834).
22. BOYD (L.). — Evolution in the monocotyledenous seedling : A new interpretation of the morphology of the grass embryo (*Trans. and Proc. bot. Soc. Edinburgh*, **30**, 286-303, 1931).

23. BOYD (L.). — Monocotylous seedlings. Morphological studies in the post-seminal development of the embryo (*Trans. and Proc. bot. Soc. Edinburgh*, **31**, 1-286, 1932).
24. BOYD (L.) et AVERY (G. S.). — Grass seedling anatomy : The first internode of *Avena* and *Triticum* (*Bot. gaz.*, **97**, 765-79, 1936).
25. BRISSEAU-MIRBEL (C. F.). — Sur l'opinion de M. RICHARD, touchant l'organisation et la germination de l'embryon des Graminées (*Ann. Mus. hist. nat.*, Paris, **13**, 152-5, 1809).
26. BRISSEAU-MIRBEL (C. F.). — Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes (*Ann. Mus. hist. nat.*, Paris, **16**, 419-58, 1810).
27. BRISSEAU-MIRBEL (C. F.). — Éléments de physiologie végétale et de botanique (Paris, 1815).
28. BRISSEAU-MIRBEL (C. F.) et SPACH (E.). — Notes pour servir à l'histoire de l'embryogénie végétale (*Ann. sc. nat., Bot.*, 2^e série, **11**, 200-17, 1839).
29. BROWN (W. V.) et EMERY (W. H. P.). — Persistent nucleoli and Grass systematics (*Am. journ. bot.*, **44**, 585-90, 1957).
30. BROWN (W. V.), HEIMSCH (C.) et EMERY (W. H. P.). — The organization of the grass shoot apex and systematics (*Am. jour. bot.*, **44**, 590-5, 1957).
31. BROWN (W. V.). — The epiblast and coleoptile of the grass embryo (*Bull. Torrey bot. Club*, **86**, 13-6, 1959).
32. BROWN (W. V.). — The morphology of the grass embryo (*Phytomorph.*, **10**, 215-23, 1959).
33. BRUNS (E.). — Der Grasembryo (*Flora*, **76**, 1-33, 1892).
34. BUCHET (S.). — Sur le genre et la signification du coléoptile (*Bull. Soc. bot. France*, **85**, 171-3, 1938).
35. BUGNON (P.). — La feuille chez les Graminées (*Mém. Soc. linnéenne Normandie*, **21**, 1-108, 1927).
36. BUGNON (P.). — Une question de terminologie : la coléoptile et la piléole chez les Graminées (*Bull. Soc. bot. France*, **84**, 563-5, 1937).
37. CAMPBELL (D. H.). — The embryosac of *Pandanus* (*Ann. bot.*, **25**, 773-89, 1911).
38. CANDOLLE (A. P. DE). — Organographie végétale ou description raisonnée des organes des Plantes (Paris, 1827).
39. CANNON (W. A.). — A morphological study of the flower and embryo of the wild oat, *Avena fatua* L. (*Proc. Calif. Acad. Sc. III Bot.*, **1**, 329-62, 1900).
40. CASSINI (A. H.). — L'analyse de l'embryon des Graminées (*Journ. de Physique*, **91**, 321-420, 1820). — Opusculs phytologiques, t. II, 403-513, 1826.
41. CELAKOVSKY (L. J.). — Ueber van Tieghem's neueste Auffassung des Graskotyledons (*Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss.*, Prague, 1897).
42. CELAKOVSKY (L. J.). — Ueber die Homologien des Grasembryos (*Bot. Zeit.*, **55**, 141-74, 1897).
43. CHO (J.). — The anatomical observation of the embryo in rice (*Bot. mag.*, Tokyo, **52**, 520-31, 1938).
44. CLOS (D.). — Du collet dans les plantes et de la nature de quelques tubercules (*Ann. sc. nat., Bot.*, 3^e série, **13**, 5-20, 1849).
45. COULON (J. DE). — *Nardus stricta*, étude physiologique, anatomique et embryologique (*Mémoires Soc. vaudoise sc. nat.*, **6**, 245-332, 1923).
46. COULTER (J. M.) et LAND (W. J. G.). — The origin of monocotyledony. II. Monocotyledony in grasses (*Ann. Missouri. bot. gard.*, **2**, 175-83, 1915).
47. CRÉTÉ (P.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez le *Scilla autumnalis* L. (*C. R. Acad. Sc. France*, **235**, 313-6, 1952).
48. CRÉTÉ (P.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez le *Gasteria verrucosa* Duval. (*C. R. Acad. Sc. France*, **235**, 1421-3, 1952).
49. CRÉTÉ (P.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez l'*Endymion nutans* Dumort. (*C. R. Acad. Sc. France*, **238**, 380-2, 1954).
50. CRÉTÉ (P.). — Précis de botanique (t. I, Paris, 1962 ; t. II, Paris, 1959).
51. CUGNAC (A. DE). — Recherches sur les glucides des Graminées (*Ann. sc. nat., Bot.*, 10^e série, **13**, 1-129, 1931).

52. CUVIER (G.). — Rapport annuel sur le progrès des sciences physiques et naturelles (*Œuvres complètes de Buffon, supplément*, Paris, 1828).
53. DEMOOR (V. P. G.). — Note sur l'embryon des Graminées (*Bull. Acad. Roy. Sc.*, Belgique, **20**, 358-69, 1853).
54. DEYSSON (G.) et MASCRÉ (M.). — Physiologie et Biologie des plantes vasculaires (2^e partie, Paris, 1961).
55. DOULIOT (M. H.). — Recherches sur la croissance terminale de la tige et de la feuille chez les Graminées (*Ann. sc. nat., Bot.*, 7^e série, **13**, 93-102, 1891).
56. DUCHARTRE (P.). — Élément de Botanique (Paris, 1867).
57. EAMES (J.) et MACDANIELS (L. H.). — An introduction to plant anatomy (2^e édit., New York et Londres, 1947).
58. EMBERGER (L.). — Traité de Botanique. II. Les végétaux vasculaires (Paris, 1960).
59. EKKERT (J.). — Ueber Keimung, Bestockung und Bewurzelung der Getreidearten nebst Untersuchungen über die zweckmässigste Tiefe der Unterbringung mit besonderer Bewecksichtigung der Gefahr des Auswinterns (*Inaug. diss.*, Leipzig, 1873).
60. FIRBAS (F.). — Lehrbuch der Botanik für Hochschulen (26^e éd., Stuttgart, 1954).
61. GATIN (C. L.). — Recherches anatomiques et chimiques sur la germination des Palmiers (*Ann. sc. nat., Bot.*, 9^e série, **3**, 191-315, 1906).
62. GATIN (C. L.). — La morphologie de la germination et ses rapports avec la phylogénie (*Rev. gén. bot.*, **21**, 147-57, 1909).
63. GERTNER (J.). — De fructibus et seminibus Plantarum (Stuttgart, 1788).
64. GÖBEL (K. VON). — Organographie der Pflanzen (Iéna, 1898).
65. GRAHAM (R. J. D.). — Studies in wild rice *Oryza sativa* Linn. (*Trans. and Proc. bot. Soc. Edinburgh*, **29**, 349-51, 1927).
66. GRIS (A.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur la germination (*Ann. sc. nat., Bot.*, 5^e série, **15**, 70-83, 1864).
67. GUIGNARD (J.-L.). — Cypéracées. Développement de l'embryon chez le *Cyperus vegetus* Willd. (*C. R. Acad. Sc. France*, **252**, 2125-7, 1961).
68. GUIGNARD (J.-L.). — Embryogénie des Graminées. Développement de l'embryon chez le *Setaria verticillata* Beauv. (*Bull. Soc. bot. France*, **108**, 212-7, 1961).
69. GUIGNARD (J.-L.). — Embryogénie des Palmiers. Développement de l'embryon chez le *Chamærops humilis* L. (*C. R. Acad. Sc. France*, **253**, 1834-6, 1961).
70. GUTTENBERG (H. VON), HEYDEL (H.) et PANKOW (H.). — Embryologische Studien von Monokotyledonen. I. Die Entstehung der Primärwurzel bei *Poa annua* L. (*Flora*, **141**, 298-311, 1954).
71. GUTTENBERG (H. VON) et PANKOW (H.). — Vergleichende Studien über die Entwicklung monokotyler Embryonen und Keimpflanzen (*Bot. Stud.*, Iéna, **7**, 1-39, 1957).
72. GUTTENBERG (H. VON) et HEYDEL (H.). — Vergleichende Studien über die Entwicklung von Primär-, Seiten- und sprossburtigen Wurzeln bei einigen Liliaceen (*Bot. Stud.*, Iéna, **7**, 40-90, 1957).
73. GUTTENBERG (H. VON) et JAKUSZEIT (C.). — Die Entwicklung des Embryos und der Primärwurzel von *Galtonia candidans* Decne nebst Untersuchungen über die Differenzierung des Wurzelvegetationspunktes von *Alisma Plantago* L. (*Bot. Stud.*, Iéna, **7**, 91-126, 1957).
74. GUTTENBERG (H. VON) et SEMLOW (A.). — Die Entwicklung des Embryos und der Keimpflanze von Cyperaceen (*Bot. Stud.*, Iéna, **7**, 127-41, 1957).
75. GUTTENBERG (H. VON) et collaborateurs. — Embryologische Studien an Monokotyledonen. III. Die Embryogenese von *Triglochin maritimum* L., *Arum maculatum* L. und *Typha latifolia* L. (*Flora*, **149**, 243-81, 1960).
76. GUTTENBERG (H. VON). — Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen (*Handbuch der Pflanzenanatomie*, t. VIII, 3^e partie, Berlin, 1960).
77. HACCIIUS (B.). — Die Embryoentwicklung bei *Ouelia alismoides* und das Problem des terminalen Monokotylen-Keimblatts (*Planta*, **40**, 443-60, 1952).
78. HACKEL (E.). — Gramineæ (*Die natürl. Pflanzenfamilien*, II Teil., 2^e Abt., Leipzig, 1887).

79. HANSTEIN (J.). — Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen (*Hansteins Bot. Abh.*, I, Bonn, 1870).
80. HEGELMAIER (F.). — Zur Entwicklungsgeschichte monokotyledoner Keime nebst Bemerkungen über die Bildung der Samendeckel. III. *Triticum vulgare* L. (*Bot. Zeit.*, **32**, 657-71, 1874).
81. HEIDEN (E.). — Ueber das Keimen der Gerste (*Inaug. Diss.*, Berlin, 1859).
82. HOFMEISTER (W.). — Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen (Leipzig, 1849). — Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen (*Jahrb. wiss. Bot.*, **1**, 82-188, 1858).
83. HOFMEISTER (W.). — Zur Entwicklungsgeschichte der *Zostera* (*Bot. Zeit.*, **10**, 121-32 et 157-158, 1852).
84. HOFMEISTER (W.). — Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen (*Abh. Kön. Sächs. Ges. Wiss.*, **7**, 631-760, 1861).
85. HOWARTH (W. O.). — The seedling development of *Festuca rubra* L. var. *tenuifolia* Mihi, and its bearing on the morphology of the grass embryo (*New Phyt.*, **26**, 46-57, 1927).
86. HUTCHINSON (J.). — The families of flowering plants (*Oxford*, 1959).
87. JACQUES-FÉLIX (H.). — La systématique des Graminées de Pilger et le principe de la sous-famille chez les Graminées (*Journ. agric. trop.*, **2**, 207-11, 1955). — Notes sur les Graminées d'Afrique tropicale (*Ibid.*, **12**, 304-7 et 809-25, 1958). — Les Graminées d'Afrique tropicale (Paris, 1962).
88. JACQUES-FÉLIX (H.). — Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées : La nature axillaire de la gemmule (*C. R. Acad. Sc. France*, **245**, 1260-3, 1957). — La nature adventive des racines séminales (*Ibid.*, **245**, 2085-8, 1957). — Conséquences terminologiques et rapports avec les autres types d'embryon (*Ibid.*, **246**, 150-3, 1958).
89. JACQUES-FÉLIX (H.). — Évolution des idées sur l'embryon des Graminées (*LXXXIII^e Congr. Soc. sav.*, Aix-en-Provence, 323-37, 1956).
90. JACQUES-FÉLIX (H.). — Observation sur la variabilité morphologique de *Coix Lacryma-Jobi* (*Journ. agric. trop.*, **7**, 44-56, 1961).
91. JUSSIEU (A. DE). — Sur les Embryons monocotylédones (*C. R. Acad. Sc. France*, **9**, 15-31, 1839 ; *Ann. sc. nat., Bot.*, 2^e série, **11**, 341-61, 1839). — Élément de Botanique (tome I, Paris, 1844).
92. JUSSIEU (A.-L. DE). — Genera plantarum secundum ordines naturales disposita, juxta methodum in horto regio Parisiensi exaratam anno 1774 (Paris, 1789).
93. JOHANSEN (D. A.). — Plant embryology (Waltham, 1950).
94. KARSTEN (H.). — Die Vegetationsorgane der Palmen (*Abhandl. kön. Akad. Wiss.*, Berlin, 1847).
95. KENNEDY (P. G.). — The structure of the caryopsis of grasses with reference to their morphology and classification (*U. S. Depart. Agr. Div. Agrostology Bull.*, **19**, 1-44, 1899).
96. KIESSELBACH (T. A.). — The structure and reproduction of corn (*Univ. Neb. Agric. Expt. St. Res. Bull.*, **161**, 1-96, 1949).
97. KLEBS (G.). — Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung (*Unters. Bot. Inst. Tübingen*, Bd. I, H. 4, 536-635, Leipzig, 1885).
98. KRATZMANN (E.). — Die Lehre von Samen der Pflanzen (Prague, 1839).
99. LA RUE (C. D.) et AVERY (G. S.). — The development of the embryo of *Zizania aquatica* in the seed and in artificial culture (*Bull. Torrey bot. Club*, **65**, 11-21, 1936).
100. LE MAOUT (E.) et DECAISNE (J.). — Traité général de Botanique (Paris, 1868).
101. LERMER (J. K.) et HOLZNER (G.). — Beiträge zur Kenntnis der Gerste (Munich, 1888).
102. LESTIBOUDOIS (T.). — Phyllotaxie anatomique ou recherches sur les causes organiques des diverses distributions des feuilles (*Ann. sc. nat.*, 3^e série, **10**, 136-89, 1848).
103. LEWIN (M.). — Bidrag till Hjärtbladets Anatomi hos Monokotyledonerma (*Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar*, Bd. 12, Af. III, **3**, 1-28, 1887).

104. LINDLEY (J.). — The vegetable Kingdom (Londres, 1853).
105. LOTSY (J. P.). — Vorträge über botanische Stammesgeschichte. III Bd. Cormophyta siphonogamia (Iéna, 1911).
106. LUBBOCK (J.). — A contribution to our knowledge on seedling (vol. II, Londres, 1892).
107. MAHESHWARI (S. C.) et BALDEV (B.). — A contribution to the morphology and embryology of *Commelina Forskalaei* Vahl. (*Phytomorph.*, **8**, 277-98, 1958).
108. MALPIGHI (M.). — Opera omnia, Seu thesaurus locupletissimus botanico-medico-anatomicus. I. Anatome plantarum (Leyde, 1687).
109. MARRASSÉ (L.). — Contribution à l'étude du Blé. Absorption de l'eau au cours de la germination. Formation de l'épi et de l'épillet (Toulouse, 1938).
110. MACCALL (M. A.). — Developmental anatomy and homologies in wheat (*Journ. agric. res.*, **48**, 283-321, 1934).
111. MACLEAN (R. C.) et IVIMEY-COOK (W. R.). — Text-book of theoretical Botany (vol. II, Londres, 1956).
112. MERRY (J.). — Studies on the embryo of *Hordeum sativum*. The development of the embryo (*Bull. Torrey bot. Club*, **68**, 585-98, 1941).
113. MIMEUR (G.). — Présence de poils glanduleux et homologie du scutellum et de la feuille chez les Graminées (*C. R. Acad. Sc. France*, **231**, 666-8, 1950).
114. MITCHELL (W. J.) et MARTH. — Sensitivity of grasses to I. P. C. (*Science*, Washington, **106**, 15-6, 1947).
115. MODILEVSKI (J. S.) et BEILIS (R. A.). — Zur Embryologie und Zytologie von Weizen. I. Embryogenese des Weizen, von Archesporium bis zum Embryo (*Botanichnyj zurnal*, Kiev, **21-22**, 127-41, 1937). — On the embryology and cytology of the wheat plant. II. The stages of the maturing of the embryo and caryopsis, of their germination and of earing (*Ibid.*, **26-27**, 13-39, 1938).
116. MULLENDORE (N.). — Seedling anatomy of *Brachypodium distachyum* (*Bot. gaz.*, **109**, 341-8, 1948).
117. NARAYANASWAMI (S.). — The structure and development of the caryopsis in some indian millets. 1. *Pennisetum typhoideum* Rich. (*Phytomorph.*, **3**, 98-111, 1953). — 2. *Panicum miliare* Lamk. et *P. miliaceum* L. (*Lloydia*, **18**, 61-73, 1955). — 3. *Paspalum scrobiculatum* L. (*Bull. Torrey bot. Club*, **81**, 288-99, 1954). — 4. *Echinochloa frumentacea* Link. (*Phytomorph.*, **5**, 161-71, 1955). — 5. *Eleusine coracana* Gaertn. (*Michigan Acad. Sc.*, **40**, 33-46, 1955). — 6. *Setaria italica* Beauv. (*Bot. gaz.*, **118**, 112-22, 1956).
118. NARAYANASWAMI (S.). — Experimental studies on growth of excised grass embryos in vitro. I. Overgrowth of the scutellum of *Pennisetum* embryos (*Phytomorph.*, **9**, 358-67, 1959).
119. NISHIMURA (M.). — Comparative morphology and development of *Poa pratensis*, *Phleum pratensis* and *Setaria italica* (*Jap. journ. bot.*, **1**, 55-85, 1922).
120. NISHIMURA (M.). — On the germination and the polyembryony of *Poa pratensis* L. (*Bot. mag.*, Tokyo, **36**, 47-54, 1922).
121. NITSCH (J. P.). — Growth and development *in vitro* of excised ovaries (*Amer. journ. bot.*, **38**, 566-77, 1951).
122. NOBBE (F.). — Handbuch der Samenkunde (Berlin, 1876).
123. NOGUCHI (Y.). — Zur Kenntnis der Befruchtung und Kornbildung bei der Reispflanze (*Jap. journ. bot.*, **4**, 385-403, 1929).
124. NÖRNER (C.). — Beitrag zur Embryoentwicklung der Gramineen (*Flora*, **64**, 241-51, 257-66 et 273-84, 1881).
125. NORSTOG (K.). — The growth and differentiation of cultured barley embryos (*Amer. journ. bot.*, **48**, 876-84, 1961).
126. PACHKOV (G. D.). — Des caractères morphologiques de la coléorhize chez les Graminées (*Botanichnyj zurnal SSR*, **36**, 597-606, 1951).
127. PARODI (L. R.). — Gramineas bonaerenses (Buenos-Aires, 1958).
128. PERCIVAL (J.). — The coleoptile bundles of Indo-Abyssinian Emmer Wheat (*Triticum dicoccum* Schübl.), (*Ann. bot.*, **41**, 101-5, 1927).

129. PERSIDSKY (D. J.). — Embryological and cytological investigations of barley, *Hordeum distichum* L. (*Botanichnyj zurnal, Kiev*, nouvelle série, **1**, 145-53, 1940).
130. PILGER (R.). — Das System der Gramineae (*Bot. Jahrb.*, **76**, 281-384, 1954). — Gramineae II (*Die natürl. Pflanzenfamilien*, Bd. 14 d, Berlin, 1956). — Gramineae III (*Ibid.*, Bd. 14 e, Berlin, 1960).
131. PIVETEAU (J.). — Traité de Paléontologie (Paris, 1960).
132. POINTEAU (A.). — Mémoire sur l'embryon des Graminées, des Cypéracées et du *Nelumbo* (*Ann. Mus. hist. nat. Paris*, **13**, 381-400, 1809).
133. PRAT (H.). — L'épiderme des Graminées. Étude anatomique et systématique (*Ann. sc. nat., Bot.*, 10^e série, **14**, 117-324, 1932).
134. PRAT (H.). — La systématique des Graminées (*Ann. sc. nat., Bot.*, 10^e série, **18**, 165-258, 1936). — Vers une classification naturelle des Graminées (*Bull. Soc. bot. France*, **107**, 32-79, 1960).
135. PRAT (H.). — Micro-calorimetric studies on germination of cereals (*Can. journ. bot.*, **30**, 379-94, 1952).
136. RANDOLPH (L. F.). — Developmental morphology of caryopsis in maize (*Journ. agric. res.*, **53**, 881-916, 1936).
137. RASPAIL (F. V.). — Sur la formation de l'embryon des Graminées (*Ann. sc. nat.*, **4**, 271-319, 1824).
138. REEDER (J.) et MALTZAHN (K. VON). — Taxonomic significance of root hair development in Gramineae (*Proc. nat. acad. Sc. USA*, Washington, **39**, 593-8, 1953).
139. REEDER (J.). — The embryo of *Streptochaeta* and its bearing on the homology of the coleoptile (*Amer. journ. bot.*, **40**, 77-80, 1953).
140. REEDER (J.). — The embryo of *Jouvea pilosa* as further evidence for the foliar nature of the coleoptile (*Bull. Torrey bot. Club*, **83**, 1-4, 1956).
141. REEDER (J.). — The embryo in grasssystematics (*Amer. journ. bot.*, **44**, 756-68, 1957).
142. REGEL (E.). — Beobachtungen über den Ursprung und Zweck der Stipeln (*Linnaea*, **17**, 193-234, 1843).
143. REISSECK (S.). — Monocotyledonischer Embryo (*Bot. Zeit.*, **1**, 611-14, 1843).
144. REZNIK (A.). — Étude anatomique de la plantule de Sorgho (*Rev. gén. bot.*, **46**, 385-419, 1934).
145. RICHARD (L.-Cl.). — Analyse botanique des embryons endorhizes ou monocotylédones, et particulièrement de celui des Graminées (*Ann. Mus. hist. nat. Paris*, **17**, 223-51 et 442-87, 1811).
146. ROTH (I.). — Zur morphologischen Deutung des Grasembryos und verwandter Embryotypen (*Flora*, **42**, 564-600, 1955 ; résumé in C. R., IX^e Congr. intern. Bot., Montréal, 334, 1959).
147. ROTH (I.). — Histogenese und Entwicklungsgeschichte des *Triticum* (*Flora*, **44**, 163-212, 1957).
148. SACHS (J.). — Zur Keimungsgeschichte der Gräser (*Bot. Zeit.*, **20**, 145-51, 1862). — Lehrbuch der Botanik (Leipzig, 1868).
149. SAINT-PIERRE (G. DE). — Guide du botaniste (Paris, 1852).
150. SANDEEN (F.). — Bidrag till Kännedomen om Gräsembryots byggnad och utveckling (*Acta Univ. Lundens*, **5**, 1-20, 1868).
151. SARGANT (E.) et ROBERTSON (A.). — The anatomy of the scutellum in *Zea mays* (*Ann. bot.*, **19**, 115-24, 1905).
152. SARGANT (E.) et ARBER (A.). — The comparative morphology of the embryo and seedling in the Gramineae (*Ann. bot.*, **29**, 161-222, 1915).
153. SASS (J. E.). — Vegetative morphology (*Corn and Corn improvement*, Sprague, édit., New York, 1955).
154. SCHACHT (H.). — Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse (t. II, Berlin, 1859).
155. SCHLEIDEN (M. J.). — Sur la formation de l'ovule et l'origine de l'embryon dans les Phanérogames (*Ann. sc. nat., Bot.*, 2^e série, **11**, 129-41, 1839).
156. SCHLEIDEN (M. J.). — Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik (2^e partie, 2^e édit., Leipzig, 1846).

157. SCHLICKUM (A.). — Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotylen (*Bibliotheca botanica*, **35**, 1-88, 1896).
158. SCHNEIDER (M.). — Untersuchungen über die Embryobildung und -entwicklung der Cyperaceen (*Beih. bot. Centr.*, **49**, 649-74, 1932).
159. SMITH (R. W.). — The floral development and embryogeny of *Eriocaulon septangulare* (*Bot. gaz.*, **49**, 281-9, 1910).
160. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez l'*Anthericum ramosum* L. (*C. R. Acad. Sc. France*, **167**, 34-8, 1918).
161. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Joncacées. Développement de l'embryon chez le *Luzula Forsteri* DC. (*C. R. Acad. Sc. France*, **177**, 705-8, 1923).
162. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Graminées. Développement de l'embryon chez le *Poa annua* L. (*C. R. Acad. Sc. France*, **178**, 860-2, 1924).
163. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Typhacées. Développement de l'embryon chez le *Sparganium simplex* L. (*C. R. Acad. Sc. France*, **179**, 198-200, 1924).
164. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez l'*Allium ursinum* L. (*C. R. Acad. Sc. France*, **182**, 1344-6, 1926).
165. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Liliacées. Développement de l'embryon chez le *Muscari comosum* L. (*C. R. Acad. Sc. France*, **183**, 233-5, 1926).
166. SOUÈGES (R.). — L'embryon chez le *Sagittaria sagittaeifolia* L. Le cône végétatif de la tige et l'extrémité radicaire chez les Monocotylédones (*Ann. sc. nat., Bot.*, 10^e série, **23**, 353-402, 1931).
167. SOUÈGES (R.). — Recherches sur l'embryogénie des Liliacées (*Bull. Soc. bot. France*, **78**, 662-81, 1931, et **79**, 11-23, 1932).
168. SOUÈGES (R.). — Les méthodes de travail en embryologie végétale (*Bull. Soc. franç. Microscopie*, **1**, 88-104, 1932).
169. SOUÈGES (R.). — Recherches sur les Joncacées (*Bull. Soc. bot. France*, **80**, 51-69, 1933).
170. SOUÈGES (R.). — Embryogénie et classification (2^e fasc., Paris, 1939).
171. SOUÈGES (R.). — L'origine du cône végétatif de la tige et la question de la « terminalité » du cotylédon des Monocotylédones (*Ann. sc. nat., Bot.*, 11^e série, **15**, 1-19, 1954).
172. SOUÈGES (R.). — Embryogénie et classification. Les données des lois embryogéniques et les classifications naturelles phylogénétiques (*VIII^e Congr. intern. Bot.*, Paris, C. R. séanc., vol. préliminaire, sections 7 et 8, 252-4, 1954).
173. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Commelinacées. Développement de l'embryon chez le *Commelina communis* L. (*C. R. Acad. Sc. France*, **246**, 2082-6, 1958).
174. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Commelinacées. Développement de l'embryon chez le *Rhoeo discolor* Hance (*C. R. Acad. Sc. France*, **246**, 2436-40, 1958).
175. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Lemnacées. Développement de l'embryon chez le *Lemna minor* L. (*C. R. Acad. Sc. France*, **248**, 1896-900, 1959).
176. SOUÈGES (R.). — Proarchétypes, Archétypes et Sous-archétypes en embryogénie. I. Les Proarchétypes dans la première période du système embryogénique (*C. R. Acad. Sc. France*, **252**, 1536-41, 1961).
177. SOUÈGES (R.). — Proarchétypes, Archétypes et Sous-archétypes en embryogénie. III. Les Sous-archétypes (*C. R. Acad. Sc. France*, **252**, 2481-6, 1961).
178. SOUÈGES (R.) et CRÉTÉ (P.). — Les acquisitions les plus récentes de l'embryogénie des Angiospermes (1947-1951), (*Ann. biol.*, **28**, 9-45, 1952).
179. STEBBINS (G. L.) et CRAMPTON (B.). — A suggested classification of grass genera of North America based on modern criteria (*Proc. IX^e Congr. int. Bot.*, Montréal, vol. II, 378, 1959).
180. STRASBURGER (E.). — Das botanische Prakticum (Iéna, 1902).
181. STREETMAN (L. J.) et WRIGHT (N.). — A cytological study of black grama grass *Bouteloua eriopoda* Torr. (*Amer. journ. bot.*, **47**, 786-93, 1960).
182. SULBHA. — The embryology of *Iphigenia indica* Kunth. (*Phytomorph.*, **4**, 180-91, 1954).

183. TATEOKA (T.). — Notes of some grasses (*Bot. mag.*, Tokyo, **70**, 115-7 et 119-25, 1956).
184. TANNERT (P.). — Entwicklung und Bau von Blüte und Frucht von *Avena sativa* L. (*Inaug. Diss.*, Univ. Zurich, 1905).
185. TERADA (S.). — Embryological studies in *Oryza sativa* L. (*Journ. Coll. Agric. Hokkaido, Imp. Univ.*, **19**, 245-60, 1928).
186. TIEGHEM (Ph. VAN). — Observations anatomiques sur le cotylédon des Graminées (*Ann. sc. nat., Bot.*, 5^e série, **15**, 236-76, 1872).
187. TIEGHEM (Ph. VAN). — Sur l'existence de feuilles sans méristèmes dans la fleur de certaines Phanérogames (*Rev. gén. Bot.*, **8**, 481-90, 1896).
188. TIEGHEM (Ph. VAN). — Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées (*Ann. sc. nat., bot.*, 8^e série, **3**, 259-309, 1897).
189. TIEGHEM (Ph. VAN). — Élément de Botanique (Paris, 1918).
190. TOOLE (E. H.). — The transformations and course of development of germinating maize (*Amer. journ. bot.*, **11**, 325-50, 1924).
191. TREVIRANUS (C. L.). — Von der Entwicklung des Embryo und seiner Umhüllungen in Pflanzen-Ei (Berlin, 1815).
192. TROLL (W.). — Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. 1. Teil : Der vegetative Aufbau (Iéna, 1954).
193. TSCHIRCH (A.). — Die Saugorgane der Scitamineen-Samen (*Sitzungsb. Kön. Akad. Wiss.*, Berlin, **7**, 131-40, 1890).
194. TUCKER (S. C.). — Ontogeny of the etiolated seedling mesocotyl of *Zea mays* (*Bot. gaz.*, **118**, 160-74, 1957).
195. TURPIN (P. J. F.). — Mémoire sur l'inflorescence des Graminées et des Cypéracées avec celle des autres végétaux sexifères ; suivi de quelques observations sur les disques (*Ann. Mus. hist. nat.*, Paris, **5**, 426-91, 1819).
196. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie des Épacridacées. Développement de l'embryon chez le *Dracophyllum secundum* R. Br. (*C. R. Acad. Sc. France*, **253**, 1000-2, 1961).
197. VELENOVSKY (J.). — Vergleichende Morphologie der Pflanzen (Prague, 1905-1913).
198. WARDLAW (C. W.). — Embryogenesis in Plant (Londres, 1954).
199. WARMING (E.). — Forgreningen og bladstillingen hos slægten nelumbo (Kjøbenhavn Naturhist. Forening Vidensk. Meddel., **31-32**, 444-55, 1879).
200. WEATHERWAX (P.). — Position of scutellum and homology of coleoptile in maize (*Bot. gaz.*, **69**, 179-82, 1920). — The ontogeny of the maize plant (*Bull. Torrey bot. Club*, **57**, 211-9, 1930).
201. WEINZIEHER (S.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. (*Flora*, **106**, 393-432, 1913).
202. WETTSTEIN (R. von). — Handbuch der systematischen Botanik (Leipzig, 1911).
203. WORSDELL (W. C.). — The morphology of the monocotyledonous embryo and of that of the grass in particular (*Ann. bot.*, **30**, 509-24, 1916).
204. WORSECK (E.). — Serodiagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Monokotyledonen (*Bot. Archiv.*, **2**, 177-204, 1922).
205. YAKOVLEV (M. S.). — La monocotylédonie à la lumière des données embryologiques (*Sovetsk. bot.*, **14**, 351-63, 1946).
206. YAKOVLEV (M. S.). — La structure de l'endosperme et de l'embryon des céréales comme un fait systématique (*Trud. bot. Inst. Akad. Nauk. armyansk. SSR*, **1**, 121-218, 1950).
207. YAKOVLEV (M. S.) et NIKOLAENKO (E. I.). — Sur le nombre des faisceaux fibro-vasculaires dans le coléoptile des Orges et des Avoines (*C. R. Doklady Acad. Sc. URSS*, **17**, 69-72, 1937).
208. YASUI (K.). — The anatomy of the embryo and the seedling of *Oryza sativa* L. with special reference to the structure of cotyledon and mesocotyl in Gramineae (*Bot. mag.*, **50**, 632-40, 1936).
209. YUNG (Ch.-T.). — Developmental anatomy of the seedling of the rice plant (*Bot. gaz.*, **99**, 786-801, 1938).

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	491
I. — L'EMBRYON DES GRAMINÉES	493
A. — NOTIONS GÉNÉRALES SUR SA CONSTITUTION	493
B. — L'EMBRYOGÉNIE DES GRAMINÉES : Résultats et méthodes	499
II. — PARTIE DESCRIPTIVE	505
A. — SOUS-FAMILLE DES FESTUCOIDÉES	506
1. — TRIBU DES FESTUCÉES.	
Sous-tribu des Festucinéas.	
g. <i>Briza</i> (<i>B. media</i>)	506
g. <i>Dactylis</i> (<i>D. glomerata</i>)	507
g. <i>Poa</i> (<i>P. annua</i> , <i>P. pratensis</i> et <i>P. compressa</i>)	509
g. <i>Festuca</i> (<i>F. ovina</i> et <i>F. rubra</i>)	513
Sous-tribu des Beckmanniinéas.	
g. <i>Beckmannia</i> (<i>B. erucæformis</i>)	513
Sous-tribu des Mélicinéas.	
g. <i>Melica</i> (<i>M. nutans</i>)	514
Sous-tribu des Glycériinéas.	
g. <i>Glyceria</i> (<i>G. fluitans</i>)	515
Sous-tribu des Loliinéas.	
g. <i>Lolium</i> (<i>L. italicum</i>)	516
Sous-tribu des Brominéas.	
g. <i>Bromus</i> (<i>B. mollis</i>)	517
g. <i>Brachypodium</i> (<i>B. distachyum</i> et <i>B. sylvaticum</i>)	519
2. — TRIBU DES TRITICÉES.	
g. <i>Elymus</i> , <i>Hordeum</i> , <i>Secale</i> , <i>Triticum</i> et <i>Agropyrum</i> (<i>E. arenarius</i> ; <i>H. distichum</i> et <i>H. sativum</i> ; <i>S. cereale</i> ; <i>T. carthlicum</i> , var. <i>darginicum</i> , <i>T. compactum</i> , <i>T. dicoccoides</i> , <i>T. dicoccum</i> , <i>T. monococcum</i> , <i>T. spelta</i> , <i>T. timopheevi</i> et <i>T. vulgare</i> ; <i>A. jonceum</i> et <i>A. repens</i>)	520

3. — TRIBU DES AVÉNÉES.

Sous-tribu des Avéninées.

g. <i>Avena</i> (<i>A. sativa</i> et <i>A. elatior</i>)	522
g. <i>Holcus</i> (<i>H. lanatus</i>)	525
g. <i>Gastridium</i> (<i>G. lendigerum</i>)	525
g. <i>Aira</i> (<i>A. caryophylllea</i>)	526

Sous-tribu des Danthoninées.

g. <i>Danthonia</i> (<i>D. decumbens</i>)	527
---	-----

4. — TRIBU DES ARONDINÉES.

g. <i>Phragmites</i> (<i>P. communis</i>)	528
---	-----

5. — TRIBU DES PHALARIDÉES.

g. <i>Anthoxanthum</i> (<i>A. odoratum</i>)	529
g. <i>Phleum</i> (<i>P. pratense</i>)	532
g. <i>Ehrharta</i> (<i>E. calycina</i>)	533

6. — TRIBU DES NARDÉES.

g. <i>Nardus</i> (<i>N. stricta</i>)	535
--	-----

B. — SOUS-FAMILLE DES ÉRAGROSTOIDÉES 535

1. — TRIBU DES ÉRAGROSTÉES.

Sous-tribu des Éragrostinées.

g. <i>Eragrostis</i> (<i>E. pilosa</i>)	535
g. <i>Eleusine</i> (<i>E. coracana</i>)	537

Sous-tribu des Sporobolinées.

g. <i>Sporobolus</i> (<i>S. tenacissimus</i>)	538
---	-----

Sous-tribu des Chloridées.

g. <i>Chloris</i> (<i>C. submutica</i>)	540
g. <i>Bouteloua</i> (<i>B. eriopoda</i>)	540

2. — TRIBU DES LAPPAGINÉES.

g. <i>Tragus</i> (<i>T. racemosus</i>)	541
--	-----

C. — SOUS-FAMILLE DES ORYZOÏDÉES 542

g. <i>Oryza</i> (<i>O. sativa</i>)	542
--------------------------------------	-----

D. — SOUS-FAMILLE DES PANICOÏDÉES 542

TRIBU DES PANICÉES.

g. <i>Setaria</i> (<i>S. verticillata</i> et <i>italica</i>)	542
g. <i>Digitaria</i> (<i>D. sanguinalis</i>)	546
g. <i>Paspalum</i> (<i>P. dilatatum</i> et <i>scrobiculatum</i>)	546
g. <i>Panicum</i> , <i>Pennisetum</i> , <i>Echinochloa</i> (<i>Pan. miliare</i> et <i>Pan. miliaceum</i> ; <i>Penn. typhoideum</i> ; <i>E. fromentacea</i>)	546

E. — <i>SOUS-FAMILLE DES ANDROPOGONOIDÉES</i>	547
1. — <i>TRIBU DES ANDROPOGONÉES</i> .	
Sous-tribu des Saccharinées.	
g. <i>Saccharum</i> (<i>S. officinarum</i>).....	547
Sous-tribu des Sorghinées.	
g. <i>Sorghum</i> (<i>S. halepense</i>)	547
2. — <i>TRIBU DES MAÏDÉES</i> .	
g. <i>Coix</i> (<i>C. Lacryma-Jobi</i>)	548
g. <i>Zea</i> (<i>Z. Mays</i>)	548
III. — <i>LES CARACTÈRES EMBRYOGÉNIQUES CHEZ LES GRAMINÉES</i> .	550
IV. — <i>EMBRYOGÉNIE ET RAPPORT DES GRAMINÉES AVEC LES AUTRES MONOCOTYLÉDONES</i>	556
A. — <i>EMBRYOGÉNIE DES LILIACÉES, DES COMMÉLINACÉES ET DES JONCACÉES</i>	558
B. — <i>EMBRYOGÉNIE DES CYPÉRACÉES</i>	560
C. — <i>EMBRYOGÉNIE DES PALMIERS</i>	564
D. — <i>AFFINITÉS DES GRAMINÉES AVEC LES FAMILLES PRÉCÉDENTES</i>	568
V. — <i>EMBRYOGÉNIE ET INTERPRÉTATION DE L'EMBRYON DES GRAMINÉES</i>	570
A. — <i>HISTORIQUE</i> .	
Les précurseurs	570
C. Brisseau-Mirbel, A. Pointeau, L. Richard (1809-1811)	570
Le coléoptile est le cotylédon	572
Le scutellum est le cotylédon unique	574
Le scutellum et le coléoptile sont le cotylédon unique	575
Le scutellum et l'épiblaste sont deux cotylédons	576
Le scutellum est un « télome », l'épiblaste un cotylédon	577
Le mésocotyle	578
B. — <i>LES DONNÉES DE L'EMBRYOGÉNIE</i> .	
Le scutellum	580
Le coléoptile	583
Le mésocotyle	586
L'épiblaste	587
La coléorhize	591
Conclusions	594
RÉSUMÉ	597
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	600
ABRÉVIATIONS UTILISÉES POUR LES FIGURES	507
TABLE DES MATIÈRES	608

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

ONTOGÉNIE ET MORPHOGENÈSE CHEZ LES GRAMINÉES ; HYPOTHÈSES DIVERSES TENDANT A LES FAIRE ENTRER DANS UN CADRE CONNU

Vu et approuvé :

Paris, le 11 mars 1962.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie
de Paris,

Jean ROCHE

